W. P. Hay,
Central High School,
Washington, D. C.

Feb, 19th 1896.

QL
955
K84
V.2
Invert 2001.

W. P. HAY COLLECTION

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

DR. E. KORSCHELT UND DR. K. HEIDER,
PRIVATDOCENTEN AN DER KGL. UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

ZWEITES HEFT.

MIT 315 ABBILDUNGEN IM TEXT.

SMITHSONIAN
SEP 17 1984
LIBRARIES

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1892.

XXI. Capitel.

ONYCHOPHOREN.

(Peripatus.)

Beschaffenheit der Eier und Ernährung des Embryos durch das Mutterthier. Die Eier von Peripatus machen ihre Entwicklung im Uterus durch, doch verhalten sich die den drei verschiedenen Welttheilen angehörenden Arten in dieser Beziehung ziemlich abweichend von einander. Genauer untersucht wurden daraufhin bis jetzt P. novaezealandiae (Australien), P. capensis und balfouri (Afrika), P. edwardsii, torquatus und imthurni (Südamerika). Die Differenzen in der Entwicklungsweise der betreffenden Arten finden ihren Ausdruck bereits in dem Grössenverhältniss der Eier und der reifen Embryonen. Die ovalen Eier des P. novaezealandiae sind 1,5 mm lang und 1 mm dick, die zur Welt kommenden Jungen sind aber nicht viel umfangreicher als das Ei selbst;[1]) bei P. capensis und balfouri besitzt das Ei eine Länge von 0,4—0,6 mm, die Embryonen dagegen messen 10—15 mm (bei P. balfouri etwa die Hälfte) in der Länge und bei P. edwardsii erreichen sie sogar eine Länge von 22 mm, d. h. ein Drittel der Länge des Mutterthieres, während die Eier dieser Form nur 0,04 mm im Durchmesser halten. Die Arten, deren Embryonen den grössten Umfang erreichen, besitzen also die kleinsten Eier, während umgekehrt die Arten mit grossen Eiern nur kleine Embryonen hervorbringen. Die Erklärung dieser auffallenden Thatsache ist darin zu finden, dass bei den südamerikanischen Arten das Ei bezw. der Embryo in enge Beziehungen zum Mutterthier tritt und durch „Placenta und Nabelstrang“ (Fig. 430, pag. 690) eine Ernährung desselben bewirkt wird. Daher sind die Eier in diesem Falle so ausserordentlich klein und entbehren des Nährmaterials.

[1]) Wir halten uns hierbei an die bestimmten Angaben v. Kennel's (No. 4), welche auf eigener Untersuchung des Objectes beruhen, obwohl wir die Angaben Hutton's (No. 3) über die Grösse der neugeborenen Jungen von P. novaezealandiae kennen. Danach messen dieselben 8—12 mm. Da den Angaben v. Kennel's von seiten der späteren Untersucher des neuseeländischen Peripatus nicht entgegengetreten wurde, so müssen wir annehmen, dass die Differenz nur eine scheinbare ist und die Grösse des Embryos gegenüber dem Ei nicht sowohl auf seine grössere Masse, sondern vielmehr auf sein Längenwachsthum und seine Ausdehnung nach Verlassen der Eihülle zurückgeführt werden muss.

Bei den afrikanischen Arten sind die Eier grösser, stehen aber in keinem Verhältniss zum Umfang des Embryos. Hier gehen die Embryonen zwar keine Verbindung mit der Uteruswand ein, aber sie ernähren sich jedenfalls durch ein von dem Uterus geliefertes flüssiges Material. Bei dem neuseeländischen Peripatus ist eine derartige Ernährung von seiten der Mutter nicht nöthig, da der Umfang des Embryos denjenigen des Eies nicht wesentlich übertrifft. In diesem letzteren Falle muss also das Material zur Ausbildung des Embryos im Ei selbst enthalten sein. Und wirklich findet man bei P. novaezealandiae ein sehr dotterreiches Ei, wie es in ganz ähnlicher Weise den meisten Arthropoden zukommt. Auch die Furchung stimmt im Ganzen mit den Erscheinungen überein, wie sie beispielsweise bei den Insecten statthaben. Bei den kaum in Abrede zu stellenden nahen Beziehungen des Peripatus zu den Arthropoden liegt es nahe, die Verhältnisse, wie sie sich bei dem neuseeländischen Peripatus finden, für die ursprünglichen anzusehen.

Es ist wahrscheinlich, dass Peripatus, wie die landlebenden Arthropoden im Allgemeinen, dotterreiche Eier hervorbrachte und dieselben ablegte. Daran erinnert das Vorhandensein einer festeren Eihülle bei der neuseeländischen Art, worauf schon Sedgwick (No. 11) aufmerksam machte, und auch das Ablegen noch nicht völlig entwickelter Eier, wie es bei dieser Art vorkommt, dürfte darauf hinweisen, selbst in Anbetracht dessen, dass so früh abgelegte Eier nicht zu völliger Ausbildung kommen (Hutton, No. 3). Die Fähigkeit, die Eier im Innern des Körpers zur Entwicklung zu bringen, dürfte erst secundär erworben sein. Das dotterreiche Ei der neuseeländischen Form, welches im Uterus zur Entwicklung kommt, stellt die erste Stufe dieses neuerworbenen Entwicklungsganges dar. Eine Anhäufung von Nährmaterial in einem Ei, welches sich im Uterus entwickelt, ist unnöthig, was gegen die Annahme spricht, dass bei der neuseeländischen Art eine abgeleitete Form der Versorgung des Eies mit Nährmaterial vorliegt. Eine weitere Stufe in der Anpassung dürfte P. capensis darstellen. Seine Eier zeigen eine schwammige Structur, als ob sie von flüssiger Dottermasse durchsetzt wären und dies sowohl, wie ihr Entwicklungsmodus, scheint darauf hinzudeuten, dass sie gewissermassen einen Rückbildungszustand dotterreicher Eier repräsentiren. Uebrigens treten auch vereinzelte Dotterkörner in diesen Eiern auf und bei P. balfouri ist das Ei sogar noch ziemlich reich an geformter Dottersubstanz. Bei den westindischen Arten ist die Ernährung des Embryos eine so vollständige geworden, dass von dem früheren Dotterreichthum der Eier keine Spur mehr übrig geblieben ist, und die Eier selbst ausserordentlich klein geworden sind. Naturgemäss finden diese biologischen Verhältnisse auch im Entwicklungsmodus der einzelnen Arten ihren Ausdruck.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Obwohl die erste Entwicklung, Furchung und Keimblätterbildung des Peripatus zu wiederholten Malen und bei den verschiedenen Arten Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen ist, so blieb unsere Kenntniss dieser Vorgänge dennoch eine sehr lückenhafte. Es scheint dies besonders an der Schwierigkeit der Beschaffung des Materials zu liegen, denn die Eier, welche den nach Europa gebrachten lebenden Thieren entnommen wurden, zeigten theilweise einen so schlechten Erhaltungszustand (z. B. Sedgwick, No. 10, Theil I, Fig. 7—13), dass die daran ausgeführten Untersuchungen keinen

grossen Werth zu beanspruchen vermögen. Zum Theil sind die Beobachtungen auch unvollständig, oder es machen sich, wie bei den von Kennel genau untersuchten südamerikanischen Arten, schwerwiegende Meinungsdifferenzen zwischen den Autoren (v. Kennel und Sclater) geltend, welche nur auf Grund erneuter Untersuchungen ihre endgiltige Lösung erfahren können. Aus diesen Gründen ist eine zusammenhängende Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge und die besonders wünschenswerthe Beziehung derselben (bei den verschiedenen Arten) auf einander vorläufig noch nicht zu geben. Wir betrachten zuerst die Entwicklung von P. novaezealandiae, da sie aus den oben besprochenen Gründen die ursprünglichsten Verhältnisse darbieten dürfte und schliessen daran diejenige der afrikanischen Arten an. Die südamerikanischen Arten beanspruchen nach dem uns bisher bekannt Gewordenen eine gesonderte Stellung.

A. Peripatus novaezealandiae.

Die Furchung ist eine superficielle. In dem dotterreichen Ei scheint der Furchungskern eine periphere Lage zu haben. Aus seiner Theilung resultiren die von Protoplasmainseln umgebenen Kerne, welche zum grossen Theil ebenfalls eine periphere Lagerung beibehalten, doch rücken einzelne Kerne in das Centrum des Eies hinein, wie aus den von Frl. Lilian Sheldon gegebenen Bildern zu ersehen ist (Fig. 417, No. 12).

Auf die Vertheilung von Kernen im Dotter ist es wohl zurückzuführen, dass dieser zum Theil in einzelne abgerundete Complexe zerfällt (Fig. 418 *A*), obwohl von L. Sheldon nicht immer Kerne in diesen weder bezüglich ihres Auftretens noch ihrer Gestaltung regelmässigen Dottersegmenten nachgewiesen werden konnten. Dieser Zerfall des Dotters hatte frühere Forscher (Hutton, No. 3, v. Kennel, No. 4, Theil I), welche ihre Beobachtungen nur an ungenügendem Material anstellen konnten, zu der Auffassung geführt, als ob das Ei des neuseeländischen Peripatus eine totale Furchung durchmache.

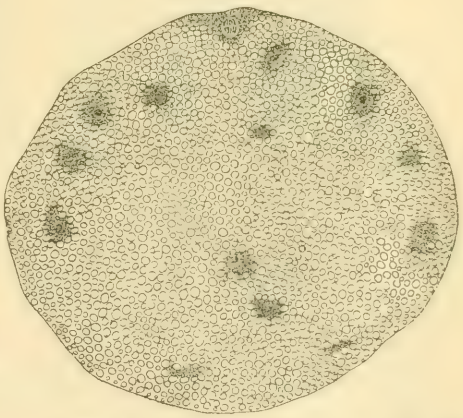


Fig. 417. Schnitt durch das Ei von P. novaezealandiae (nach L. Sheldon). Im Dotter finden sich von Protoplasmahöfen umgebene Kerne.

Nach der von L. Sheldon gegebenen Darstellung scheinen der Furchungskern und die zuerst auftretenden Kerne an der späteren Dorsalseite und gegenüber der Stelle zu liegen, wo der Blastoporus gebildet wird. Diese Kerne vermehren sich und bilden eine periphere Anhäufung (protoplasmic oder polar area, Fig. 418 *A*, *a*), von welcher aus sodann eine Umwachsung des Dotters vor sich geht (Bildung des Blastoderms). Durch rege Vermehrung der Kerne und stetes Vorrücken an der Peripherie wird diese vollzogen (Fig. 418 *B*) und rückt bis zu einer, der ursprünglichen Kernanhäufung ungefähr gegenüber liegenden Stelle vor, welche

unbedeckt bleibt. Hier erfolgt dann eine Wucherung der Zellen, wodurch das Bild einer Einstülpung erhalten wird (Fig. 419 *A* und *B*). Die Einstülpungsstelle ist der Blastoporus (*bl*). Der Boden der Einstülpung wird vom Dotter gebildet, in welchem Kerne zu erkennen sind (Fig. 419 *B*). Die Keimblätter erscheinen in der den Blastoporus umgebenden Zellenmasse, welche die Anlage des Keimstreifens darstellt, noch nicht gesondert. Frl. Sheldon scheint anzunehmen, dass der unter der oberflächlichen Zellschicht (dem Ectoderm) gelegene Theil der Zellmasse grösstentheils das Mesoderm liefert, während das Entoderm aus den am weitesten nach innen gelegenen Zellen und grösstentheils unter Theilnahme der noch im Dotter enthaltenen Kerne entsteht. Der Blastoporus streckt sich später in die Länge und stellt dann eine schmale Rinne dar, deren Boden von dem kernhaltigen Dotter gebildet wird. Damit sind dann ähnliche Verhältnisse wie die von P. capensis noch zu schildernden (Fig. 426 *A*) gegeben.

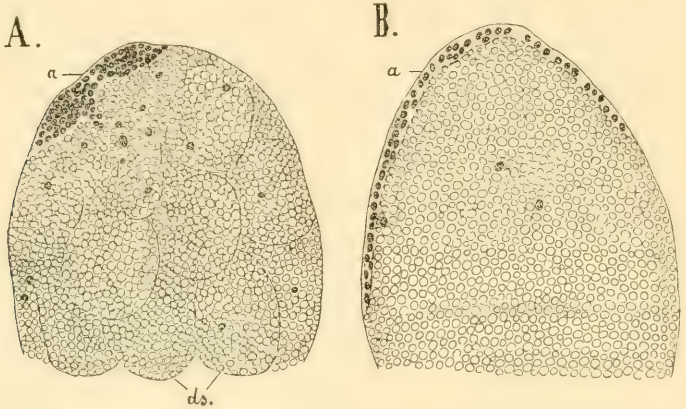


Fig. 418. *A* und *B* Theile von Schnitten durch das Ei von P. novaezealandiae, im Stadium der Blastodermbildung (nach L. Sheldon). *A* zeigt die „polar area“ und die Dotterzerklüftung, *B* die beginnende Umwachsung des Eies.
a „polar area“, *ds* „Dottersegmente“.

Die von L. Sheldon gegebene Darstellung und ihre Abbildungen fordern eine weitere Erklärung dieser Vorgänge heraus. Soweit wir aus diesen Darstellungen zu erkennen vermögen, wird der Umwachsungsprocess als eine Gastrulation durch Epibolie aufgefasst. Dann würde die Dottermaase mit den eingelagerten Kernen dem Entoderm entsprechen. Bei Betrachtung der Bilder drängt sich uns eine andere Auffassung auf, welche im Hinblick darauf einige Wahrscheinlichkeit haben dürfte, dass wir es hier ähnlich wie bei vielen Arthropoden mit einem sehr dotterreichen Ei zu thun haben. Sei es, dass das Blastoderm wirklich durch Umwachsung des Eies von dem einen Pol her gebildet wird, oder dass die im Dotter enthaltenen Kerne, indem sie an die Oberfläche rücken, mit zu seiner Entstehung beitragen, jedenfalls fordert die in den verschiedenen Stadien in gleicher Weise wiederkehrende periphere Zellenanhäufung dazu heraus, sie mit der Zellenanhäufung in der Umgebung des Blastoporus zu identificiren (vgl. Fig. 418 und 419). Man würde dann nicht an die bei so dotterreichen Eiern ungewöhnliche Gastrulation durch Epibolie zu denken haben, sondern vielmehr annehmen müssen, dass an dem Punkt, wo jene Zellenanhäufung sich findet,

eine Einsenkung (Invagination) erfolgt (Fig. 419 *B*). Ob der Boden dieser Einsenkung vom Dotter (mit eingelagerten Kernen) gebildet wird, oder ob ein geschlossener Urdarm vorhanden ist, müsste in diesem Falle noch festgestellt werden. Wenn sich der Blastoporus später in die Länge streckt, (vgl. auch P. capensis), so würden damit ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei der Gastrulation der Insecten (pag. 806). Bei den letzteren weisen übrigens ebenfalls wie bei Peripatus Mund und After Beziehungen zu den beiden Endpunkten des langgestreckten Blastoporus auf.

Bei einer derartigen Auffassung der Furchung und Keimblätterbildung könnte auffallen, dass die Invagination allem Anschein nach am animalen Pole des Eies erfolgt. Wenn man aber bedenkt, dass bei P. capensis das Gehirn in unmittelbarer Nähe des Blastoporus angelegt wird, so geht daraus hervor, dass der vegetative Pol, bezw. die Gegend der Entodermbildung sehr nahe an den animalen Pol herangerückt ist, ohne dass man deshalb von einer Gastrulation am animalen Pol sprechen könnte. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Insecten und bei vielen Crustaceen (pag. 343). Ueberhaupt wird die hier vertretene Auffassung durch das Verhalten jener Crustaceen unterstützt, bei denen die Umwachsung des Dotters (oder die Blastodermbildung überhaupt) von einem Punkte aus erfolgt und in der Gegend jenes Punktes dann die Gastrulation vor sich geht (pag. 319).

Ueber die hier in Rede stehenden Vorgänge aus der Entwicklung des P. capensis Aufschluss zu erhalten, ist bei der bisherigen Kenntniss derselben unmöglich.

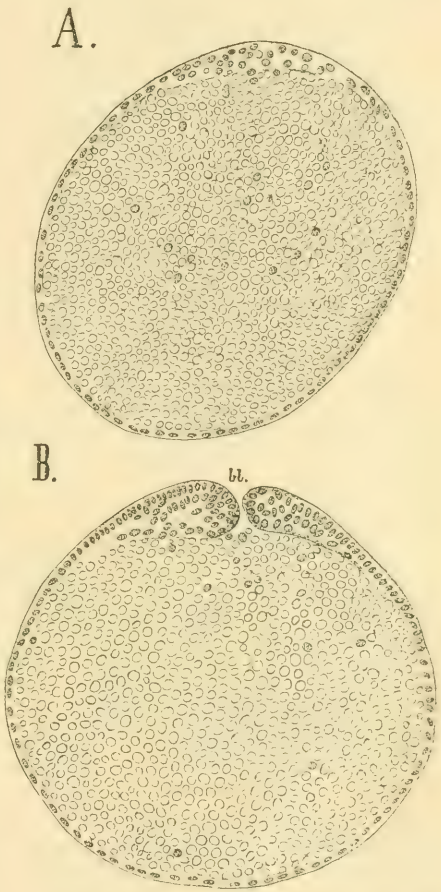


Fig. 419. *A* und *B* Schnitte durch das Ei von P. novaezealandiae auf dem Stadium nach der Blastodermbildung und Invagination (nach L. Sheldon).

bl Blastoporus.

B. Peripatus capensis.

Peripatus capensis besitzt infolge der dotterärmeren Eier eine anscheinend totale Furchung. Nach den Angaben von Sedgwick soll am Ei ein animaler (der späteren Dorsalseite entsprechender) und ein vegetativer Pol zu unterscheiden sein. Zwei meridionale Furchen zerlegen das Ei in vier gleich grosse Blastomeren, von denen jede einen Theil des animalen und vegetativen Plasmas erhält. Die Theilungsebenen sollen

übrigens das Ei nicht völlig durchschneiden, so dass die Blastomeren central vereinigt sind. Durch eine Aequatorialfurche werden später die animalen Theile als Ectodermzellen von den grösseren Entodermblastomeren abgeschnürt. Beide bilden dann eine ziemlich weite Keimblase, indem der obere Theil derselben von den kleineren Ectoderm-, der untere Theil von den umfangreicheren Entodermzellen geliefert wird. Diese Blase mit weitem Hohlraum contrahirt sich sodann und nunmehr sollen die Ectodermzellen die Entodermelemente umwachsen, wodurch bei immer weiter fortschreitender Contraction eine solide (also epibolische) Gastrula gebildet wird. Die Urdarmhöhle soll im Entoderm durch „Vacuolenbildung" entstehen! Sie mündet an der Stelle nach aussen, welche von der Umwachsung frei geblieben ist und also dem Blastoporus entspricht. Hinter diesem tritt eine Vermehrung der oberflächlichen Zellenlage auf, welche zu einer Verdickung derselben und sodann zu einer Sonderung der auf diese Weise entstandenen unteren Schichten führt. So entsteht das Mesoderm. Mit der bald eintretenden Längsstreckung des Blastoporus, welche gleichzeitig mit einer Verlängerung des ganzen Embryos vor sich geht (Fig. 426 *A*), wächst das Mesoderm zu beiden Seiten des Blastoporus nach vorn und liefert so die Mesodermstreifen. Damit ist die Anlage des Keimstreifens gegeben (Sedgwick).

Die von Sedgwick abgebildeten besser erhaltenen Eier lassen weite Hohlräume in ihrem Plasma erkennen, so dass die Vermuthung sehr nahe liegt, die Eier möchten in normalem Zustande von einer mehr oder weniger flüssigen Dottermasse erfüllt sein. Die betreffenden Räume im Eikörper sind sehr umfangreich und machen einen grossen Theil des ganzen Eikörpers aus, so dass man (im Hinblick auf den höchst mangelhaften Erhaltungszustand des untersuchten Materials) daran denken muss, man habe es vielleicht auch hier in Wirklichkeit mit einer superficiellen Furchung zu thun. Dann würde die Höhlung des beschriebenen Blastulastadiums von Dottermasse erfüllt sein und die Gastrula vielleicht in ähnlicher Weise, wie es bei P. novaezealandiae vermuthet wurde, durch Invagination gebildet werden. Wir halten uns bei dem Mangel eigener Anschauung des betreffenden Objectes nicht für berechtigt, diese Meinung bestimmt auszusprechen, können uns aber doch nicht versagen, auf die wie uns scheint sehr naheliegende Vermuthung hinzuweisen. Damit würde sich eine gewisse Uebereinstimmung zwischen den afrikanischen und der neuseeländischen Art ergeben, zumal es wohl als wahrscheinlich anzunehmen ist, dass die dotterärmeren auf dotterreiche Eier zurückzuführen sind. Letzterer Ansicht huldigt übrigens auch Sedgwick selbst und in einer späteren Arbeit (No. 10, 3. Theil) nennt er das Ei des Peripatus capensis ein meroblastisches, weil die Blastomeren central in Verbindung stehen, wie schon oben erwähnt wurde.

C. Die amerikanischen Arten.

Die amerikanischen Arten zeigen infolge des geringen Umfanges ihrer Eier und deren Beziehungen zur Uteruswand im Anfang völlig andere Entwicklungserscheinungen als die vorher betrachteten Formen.

Die kleinen dotterarmen Eier machen eine totale und allem Anschein nach ziemlich regelmässig verlaufende (äquale) Furchung durch. Es scheint, dass der Embryo schon in diesen frühen Stadien Uterusflüssigkeit in sich aufnimmmt, denn er vergrössert sich in auffälliger Weise (v. Kennel). Wenn der Embryo das Stadium von 32 Zellen erreicht hat, bildet er nach Kennel eine solide Zellenmasse, welche das enge

Lumen des Uterus ganz ausfüllt, also der Innenfläche des Uterusepithels dicht anliegt (Fig. 420). Dieses letztere besteht anfangs aus sehr hohen Zellen, welche sich aber (unter dem Einfluss des wachsenden Embryos) abzuplatten scheinen. Zu diesem Epithel tritt nunmehr nach Kennel der Embryo in ganz directe Beziehungen, welcher Vorgang von eigenthümlichen Veränderungen seiner Gestalt begleitet ist. Unter Abgabe von Flüssigkeit soll er seinen Umfang vermindern und sich plattenartig dem Uterusepithel anfügen (Fig. 421 *A*). Die Abbildungen lassen erkennen, dass die Verbindung des Embryos mit dem Epithel eine sehr innige ist, ja das letztere kann sich sogar (wenn auch vielleicht nur ausnahmsweise?) von der Uteruswand ablösen und als besondere Schicht den Embryo umgeben (Fig. 421 *B*, *Ue*). Letzterer hat seine abgeplattete Gestalt wieder aufgegeben. Indem sich seine mittlere Parthie von der Uterusfläche abhebt, die Randparthie dagegen an ihr liegen bleibt und sich nur etwas mehr zusammenschiebt, entsteht eine gegen die Uterusfläche hin offene Blase (Fig. 421 *B*). Von deren Oberfläche lösen sich einzelne Zellen ab, welche amöboid von ihr wegwandern, sich zum Theil an das Uterusepithel anlegen und sich schliesslich zu einer den ganzen Embryo umgebenden Hülle zusammenfügen, welche man als Amnion bezw. Serosa angesprochen hat (v. Kennel, Fig. 422 *am*). Die gegen die Uteruswand hin offene Blase, welche der Embryo jetzt darstellt (Fig. 421 *B*), schliesst sich bald durch Verwachsen des Randes. Dort hebt sich dann der Embryo weiter von der Uteruswand ab, indem er sich an dieser Stelle verschmälert und so eine Art von Stiel bildet (Fig. 422 *n*). An der Basis des Stieles findet dann eine Zellwucherung statt, welche v. Kennel als embryonale Placenta bezeichnet. Dieser entspricht eine ringförmige

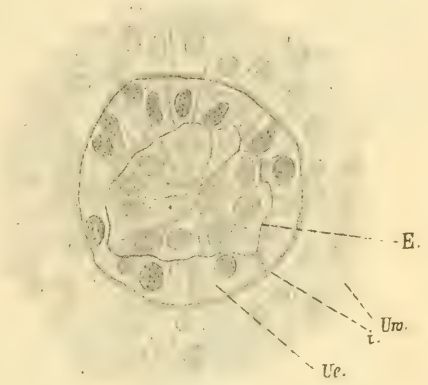


Fig. 420. Schnitt durch einen ¼ im Uterus gelegenen sechzehnzelligen Embryo von P. edwardsii (nach J. v. Kennel).
E Embryo, *i. Uw* innere Uteruswand, *Ue* Uterusepithel.

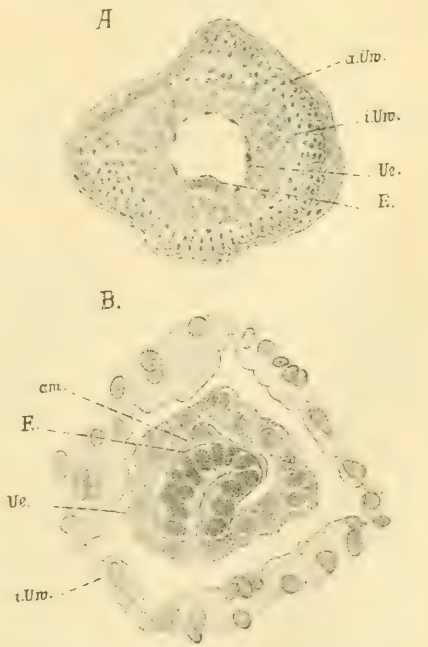


Fig. 421. *A* und *B* Schnitte durch Embryonen von P. edwardsii mitsammt der Uteruswand (nach J. v. Kennel).
E Embryo, *am* Amnion, *a.Uw.* äussere, *i.Uw* innere Uteruswand, *Ue* Uterusepithel.

Verdickung des Uterusepithels, welche mit ihr als „uterine Placenta“ in enge Verbindung tritt (Fig. 422 *p.e* und *p.u*). Den immer schmäler werdenden Stiel, welcher den Embryo mit der Placenta verbindet, spricht v. Kennel als Nabelstrang an. Der Embryo geht also nach dieser Darstellung eine innige Verbindung mit der Uteruswand ein, und indem diese letztere vor und hinter der Stelle, wo der Embryo liegt, durch Wucherung der Bindegewebschicht stark verdickt und ihr Lumen dort verdrängt wird, entsteht ein abgeschlossener Brutraum für den Embryo (Fig. 430, pag. 690). Amnion und Uterusepithel stehen jetzt weit von letzterem ab (Fig. 422).

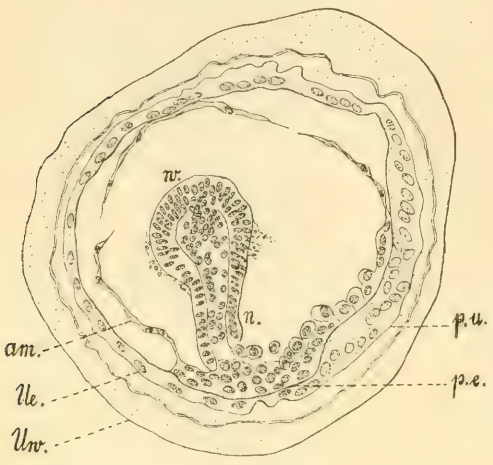


Fig. 422. Medianschnitt eines birnförmigen Embryos von P. edwardsii mit Amnion und Uteruswand (nach J. v. Kennel).

am Amnion, *n* Nabelstrang, *p.e* embryonale, *p.u* uterine Placenta, *Ue* Uterusepithel, *Uw* Uteruswand, *w* Einwucherungsstelle.

Die Bildung der Keimblätter nimmt dadurch ihren Anfang, dass gegenüber der Anheftungsstelle des Embryos eine starke Vermehrung der Zellen und in Folge dessen eine Einwucherung derselben beginnt (Fig. 422 *w*). Wenn man diesen Vorgang zur Entwicklung der anderen Peripatusarten in Beziehung setzt, so wird man die Stelle, wo die Einwucherung stattfindet, mit der Zellenanhäufung am Blastoderm des neuseeländischen Peripatus vergleichen, an welcher (eventuell) der Invaginationsact erfolgt, und welche gleichzeitig die erste Andeutung des Keimstreifens darstellt. Bei den südamerikanischen Arten ist diese Einwucherungsstelle, welche ihrer Lage nach der Ventralseite des Embryos entspricht (der Embryo ist mit der Rückenfläche festgeheftet), als Blastoporus anzusehen. Von ihm aus setzt sich die Einwucherung immer weiter fort und erfüllt den ganzen Innenraum des Embryos bis hinab zum „Nabelstrang“ (Fig. 422). An letzterem sind die Zellen aus einander gewichen und haben sich, ein Lumen zwischen sich lassend, zu einem Epithel angeordnet, wie es auch am ganzen übrigen Umfang des Embryos zu finden ist, die Einwucherungsstelle ausgenommen (Fig. 423). Dieses äussere Epithel entspricht dem Ectoderm. Die weitere Differenzirung der Keimblätter soll nach Kennel dadurch erfolgen, dass in dem mehr dorsal gelegenen Theil der centralen Zellenmasse ein Hohlraum entsteht und die Zellen in dessen Umgebung sich regelmässiger anordnen (Fig. 423 *ent*). Die so ausgezeichnete Zellenschicht, das Entoderm, unterscheidet sich dadurch von der ventralen, am Blastoporus gelegenen Zellenmasse, dem Mesoderm. Dieses bewahrt noch lange Zeit, auch bei der später erfolgenden Gestaltsveränderung des Embryos, die Verbindung mit dem Ectoderm und an dieser Stelle (*w*) wird fortdauernd neues Zellenmaterial erzeugt (v. Kennel, Sclater).

Wir hielten uns in vorstehender Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge des P. edwardsii an die von Kennel gegebene Darstellung, weil

sie in Bezug auf Reichhaltigkeit und Erhaltungszustand des untersuchten Materials die besseren Garantien zu bieten scheint, doch dürfen wir nicht verschweigen, dass diese Vorgänge noch eine andere Beurtheilung erfahren haben. Obwohl v. Kennel dieser letzteren mit recht gewichtigen Gründen entgegen getreten ist (No. 5), so scheint dieser von Sclater vertretenen Auffassung doch ein gewisser Werth insofern beizulegen, als man nach einer Erklärung der eigenthümlichen ersten Entwicklungsvorgänge suchen muss.

Nach Sclater (No. 9) entsteht als Resultat der Furchung eine von grossen Zellen gebildete Keimblase mit wenig umfangreicher Höhlung (Fig. 424 *A*). An dieser erfolgt sodann eine Einstülpung (Pseudogastrula, Fig. 424 *B*). Der eingestülpte Theil liefert nach Sclater allein den Embryo,

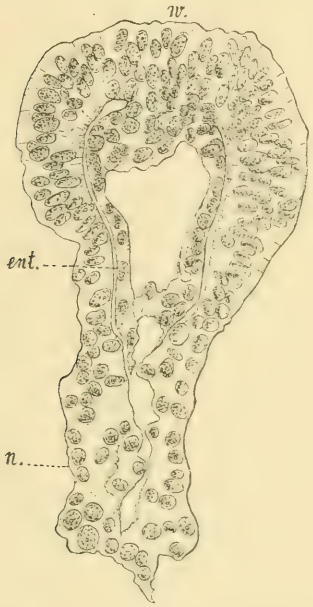


Fig. 423. Medianschnitt eines birnförmigen Embryos von P. edwardsii (nach v. Kennel).
ent Entoderm, *n* Nabelstrang, *w* Wucherungsstelle.

Fig. 424. *A—C* Schnitte durch Embryonen verschiedener Stadien von P. imthurni (nach Sclater).
E Embryo, *a* äussere, *i* innere Zelllage des Embryos, *m* (cuticulare) Membran, welche den Uterus nach innen begrenzt, *p* Placentaähnliche Zellwucherung.

während die eigentliche Blase, indem sie sich erweitert und dadurch dünnwandig wird, nur als Hülle des Embryos dient (Fig. 424 *C*). Am eigentlichen Embryo entsteht übrigens auch noch, wie es scheint durch Abspaltung einzelner Zellen, eine Hülle, welche dem von Kennel beschriebenen Amnion entspricht.

Die von Sclater gegebenen Abbildungen stimmen im ganzen mit denen v. Kennel's überein, nur ist die Deutung, welche ihnen beide Autoren geben, eine total verschiedene. Was v. Kennel als Uterusepithel ansieht, betrachtet Sclater als Embryonalhülle, denn so muss seine Pseudogastrula wohl aufgefasst werden. Demnach würde die Fig. 421 *B* (v. Kennel's) als Einstülpungsstadium, entsprechend der Fig. 424 *B* (Sclater's Pseudogastrula) anzusehen sein und Fig. 420 müsste eine ähnliche Deutung finden.

Fig. 421 *A* müsste man bei dieser Auffassung wohl als ein älteres Stadium betrachten, ähnlich der Fig. 424 *C*. Uebrigens dürfen die Stadien mit dünner und mit dicker Wand der vermeintlichen Blase nicht so ohne Weiteres auf einander bezogen werden, wie dies von Sclater geschehen ist. Es müssten überhaupt noch weit bessere Belege für die von Sclater vertretene Auffassung beigebracht werden, ehe dieselbe Anspruch auf Giltigkeit machen kann; trotzdem schien sie uns hier erwähnenswerth, weil sie noch am ehesten einen Ausblick auf die Entstehungsweise der für Peripatus angegebenen Embryonalhüllen zu gewähren scheint. Es liegt jedenfalls nahe, bei den beiden Hüllen, welche den Embryo umgeben sollen, an die doppelte Embryonalhülle (Amnion und Serosa) der Insecten zu denken und weiter daran, dass diese doppelte Embryonalhaut wohl wie dort ursprünglich durch einen Faltungsprocess ihre Entstehung genommen haben könnte. Die Orientirung des Embryos zu den Falten könnte schon derjenigen des Insectenkeimstreifs gegen die Embryonalhäute entsprechen, doch wissen wir in dieser Beziehung zu wenig über Peripatus, als dass dieser Vergleich hier weiter geführt werden dürfte. Erwähnt muss nur noch das von L. Sheldon (No. 12) beschriebene Verhalten früher Stadien des P. novaezealandiae werden, wonach der eigentliche Embryo innerhalb der Eischale noch von einer Dotterschicht (dem ectodermalen Dotter Frl. Sheldon's) umgeben ist. Leider ist Genaueres über Bedeutung und Entstehungsweise dieses „äusseren Dotters" nicht bekannt, doch möchte man auch hierbei an eine Embryonalhülle denken, zumal sich auch kernähnliche Gebilde in dieser Aussenschicht finden. Man wird zu einer solchen Annahme noch mehr verführt durch das Verhalten derjenigen Insecten (bezw. Myriopoden), bei denen sich der Keimstreifen in den Dotter einsenkt, ein Verhalten, welches schliesslich zur Bildung der Embryonalhüllen führt. Infolge dieser Entstehungsweise der Embryonalhüllen (vgl. weiter unten, pag. 772 ff.) kann auch bei den Insecten noch der Embryo scheinbar von einer äusseren Dotterschicht umlagert sein, welche sich in Wirklichkeit zwischen den Embryonalhüllen findet.

Das Vorhandensein solcher auf Faltung zurückführbarer Embryonalhüllen wird durch das Verhalten des P. capensis nicht bestätigt. Bei ihm ist gar nichts von einer derartigen Erscheinung bemerkt worden; auch ist nicht anzunehmen, dass sie übersehen worden sei. Das Ectoderm von P. capensis soll nur insofern ein eigenthümliches Verhalten zeigen, als es in jüngeren Stadien ausserordentlich vacuolenreich, von schwammigem Gefüge ist, und infolge der Structur auf endosmotischem Wege Nahrung in sich aufnehmen könnte (Sedgwick, No. 10). L. Sheldon bringt diese Structur in Beziehung zu dem sog. ectodermalen Dotter der neuseeländischen Art, ohne dass wir diese Vergleichung als eine besonders glückliche zu bezeichnen vermöchten. Dagegen lässt dieses Verhalten des Ectoderms die Bildung der Ernährungsorgane beim Embryo der amerikanischen Arten erklärlich erscheinen, sei es nun, dass dieselben direct vom Ectoderm des Embryos selbst gebildet werden oder einen besonders differenzirten Theil der Embryonalhülle desselben darstellen.

Wenn wir uns bei der Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge der verschiedenen Peripatusarten zumeist im Bereich grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeiten bewegten, so soll zum Schluss dieser Darstellung nochmals darauf hingewiesen werden, wie wenig Sicheres über die ersten Entwicklungserscheinungen des Peripatus bisher noch bekannt ist. Liessen wir uns bei diesen Betrachtungen weit mehr auf das nicht genügend Feststehende ein, als es sonst in diesem Buche der Fall zu sein

pflegt, so geschah dies deshalb, weil die Wichtigkeit der hier behandelten Form solches zu erfordern schien. Aus diesem Grunde wurde versucht, die bis jetzt bekannt gewordenen Thatsachen in Verbindung zu bringen, ohne dass damit der Anspruch auf volle Giltigkeit dieser Ausführungen erhoben werden könnte.

2. Die Ausbildung der äusseren Körperform.

Bezüglich der Ausbildung der äusseren Körperform differiren die verschiedenen Peripatusarten trotz ihrer abweichenden ersten Entwicklungsstadien nur sehr wenig von einander. Bei unserer Darstellung dieser Verhältnisse halten wir uns zunächst hauptsächlich an den zuerst von Moseley (No. 6), dann von Balfour (No. 1) und später von Sedgwick (No. 10, Theil I) besonders eingehend untersuchten P. capensis.

P. capensis. Schon bei Betrachtung der Keimblätterbildung wurde gezeigt, dass hinter dem sich in die Länge streckenden Blastoporus durch Wucherung der Zellen eine verdickte Stelle entsteht, welche sich äusserlich am Keim als ovaler Hof zu erkennen giebt (Fig. 425). Wir sahen, dass an dieser Stelle das Mesoderm seinen Ursprung nimmt und sich von hier aus in Form zweier Streifen rechts und links vom Blastoporus nach vorn erstreckt. In diesem Mesodermstreifen tritt eine Gliederung ein, welche wir durchaus auf die bei den Anneliden obwaltenden Verhältnisse zurückführen können. Am Vorderende beginnt nämlich durch Abgliederung und Aushöhlung einzelner Zellcomplexe die Bildung der Ursegmente (Fig. 426 *A* u. *B*), welche sich allmählich nach hinten fortsetzt. Hier, d. h. am Hinterende des Blastoporus, gehen die Mesodermstreifen über in das noch nicht differencirte Zellenmaterial.

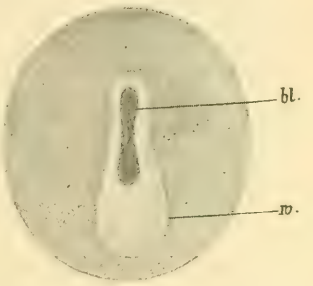


Fig. 425. Embryo von P. capensis (nach Balfour). *bl* Blastoporus, *w* Wucherungszone.

Während der Differencirung der Mesodermstreifen vollzieht sich eine andere wichtige Veränderung am Embryo. Die Ränder des Blastoporus nähern sich einander und verschmelzen der Länge nach, so dass vom Blastoporus nur noch eine vordere und eine hintere Oeffnung übrig bleibt (Fig. 426 *A* und *B*). Beide Oeffnungen sollen fernerhin erhalten bleiben (*C* u. *D*), indem sie (in Verbindung mit Ectodermeinstülpungen) dem Mund und After den Ursprung geben.

Die nächsten Veränderungen des Embryos bestehen darin, dass mit der fortschreitenden Differencirung von Ursegmenten die ersten derselben weiter nach vorn rücken und neben der inneren Segmentirung des Embryos auch eine äussere auftritt (Fig. 426). Am Vorderende beginnen die Kopflappen hervorzutreten, von denen übrigens besonders anzugeben ist, dass sie in der Anlage grosse Uebereinstimmung mit den Körpersegmenten zeigen. Das Hinterende des bisher gerade gestreckten Embryos biegt sich um und überdeckt dadurch die von dem hinteren Urmundrest gebildete Oeffnung (Fig. 426 und 427).

Ehe wir die weitere Entwicklung des Embryos ins Auge fassen, müssen wir einen Blick auf die entsprechenden Vorgänge bei den anderen Peripatusarten werfen. Die bisher beobachtete Entwicklung der äusseren

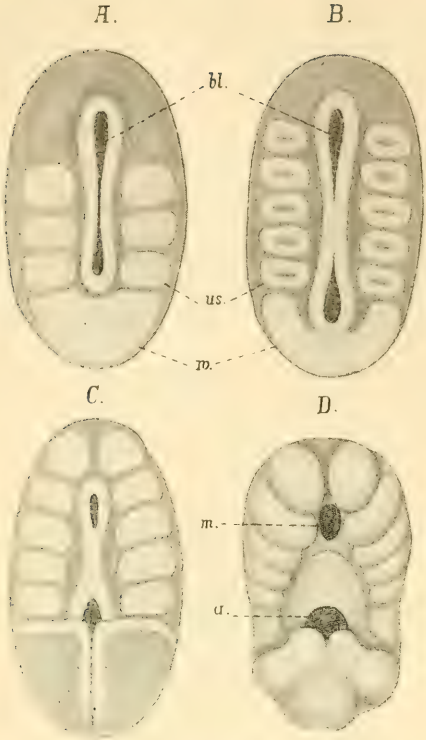


Fig. 426. *A—D* Embryonen von P. capensis, den Schluss des Blastoporus, die Segmentirung des Mesoderms und die Krümmung des Embryos zeigend (nach Balfour und Sedgwick).

a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *us* Ursegmente, *w* Wucherungszone.

Form bezog sich hauptsächlich auf die Gestaltung der Ventralfläche. Diese wird also zuerst und in Form zweier symmetrischer Hälften angelegt. Wir finden damit Verhältnisse, wie sie uns an den dotterreichen Eiern der Oligochaeten und Hirudineen entgegentreten und wie wir sie in noch weit übereinstimmenderer Weise bei den Myriopoden, Insecten und Arachniden antreffen. Wie bei diesen Formen kann man auch bei Peripatus von einem Keimstreifen sprechen. Die Zusammensetzung desselben aus zwei Hälften tritt noch deutlicher bei

P. novaezealandiae

hervor. Infolge des grösseren Umfanges der Eier, bedingt durch den Reichthum an Dotter, sieht man die beiden Hälften des Keimstreifens ziemlich weit aus einander liegen, getrennt durch eine Vorwulstung der vom Ectoderm und Entoderm bekleideten Dottermasse (Fig. 428 *A* und *B*), so dass eine Art ventralen Dottersackes zu Stande kommt, wie wir ihn in ähnlicher Weise bei den Spinnen kennen lernten (pag. 583). Die an ihrem Vorderende bereits weit differencirten Keimstreifen werden nach hinten immer schwächer, und enden in der Nähe des Blastoporus in der noch nicht differencirten Zellenmasse (Primitivstreif der englischen Autoren).

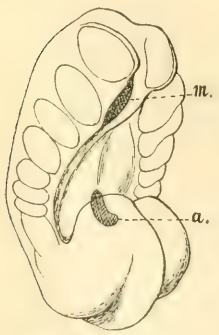


Fig. 427. Embryo von P. capensis (nach Balfour und Sedgwick).

a After, *m* Mund.

Die indifferente Zellenmasse liegt hinter dem Blastoporus, wie aus der Darstellung dieser Vorgänge bei P. capensis zu ersehen ist (Fig. 426 *A* u. *B*). Da das Hinterende des Blastoporus aber in den After übergeht, so muss die Wucherungszone auch hinter dem After liegen. Vergleicht man diese Verhältnisse mit denjenigen der Anneliden, mit denen sie bezüglich der Configuration der Mesodermstreifen grosse Uebereinstimmung bieten, so wird man bei Betrachtung der Bilder von P. novaezealandiae unwillkürlich an das Verhalten der Hirudineen erinnert (Fig. 152, pag. 215). Abgesehen davon, dass dort der Keimstreif sich nach der Dorsalseite umschlägt, fällt bei einem solchen Vergleich aber sofort

auf, dass bei Peripatus die Wucherungszone hinter dem After liegen soll, während sie bei den Hirudineen, wie wohl im Allgemeinen, vor demselben gelegen ist. Freilich scheinen dort Beziehungen zwischen Blastoporus und After nicht vorhanden zu sein und es wird dadurch eine Vergleichung dieser Verhältnisse überhaupt erschwert. Am Hinterrande des Blastoporus werden auch bei anderen Anneliden die Urmesodermzellen angetroffen, aber dort liegen die Verhältnisse insofern anders, als der Blastoporus nicht wie bei Peripatus direct in den After übergeht (vgl. pag. 173 u. 187). Zieht man auch die dritte der sich verschiedenartig verhaltenden Peripatusspecies (P. edwardsii) zum Vergleich heran, so ergiebt sich, dass auch bei ihr die Wucherungszone hinter dem After liegt, und dass infolge dieser Uebereinstimmung die Deutung nicht berechtigt sein würde, welche man sonst leicht geneigt wäre, dem Verhalten des P. novaezealandiae zu geben. Aus der Fig. 428 *A* könnte man andernfalls entnehmen, dass die sich nach hinten stark verjüngenden Keimstreifen nach erfolgter Umbiegung sich vor dem After vereinigten und dort etwa die Wucherungszone liegen möchte. L. Sheldon, welche den Embryo auf Schnitten untersuchte, nimmt vielmehr an, dass die Wucherungszone (der sog. Primitivstreif) hinter der Afterpapille liegt, doch würden gerade von dem als ursprünglicher zu betrachtenden neuseeländischen Peripatus noch genauere Angaben auch bezüglich dieser Verhältnisse erwünscht sein.

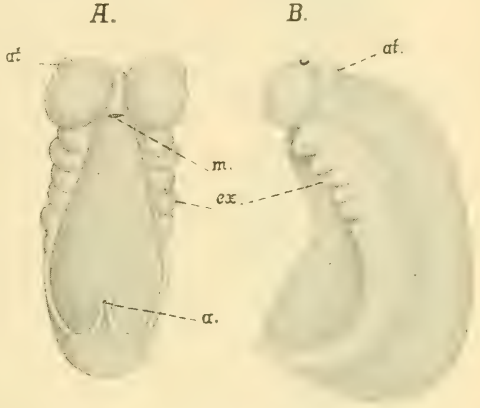


Fig. 428. *A* und *B* Embryonen von P. novaezealandiae in ventraler (*A*) und seitlicher Ansicht (*B*) (nach L. Sheldon).
a After, *at* Antennen, *ex* Extremitäten, *m* Mund.

Die **südamerikanischen Arten** zeigen in Folge des geringen Umfanges ihrer Eier und in Folge ihrer Verbindung mit der Uteruswand in den ersten Stadien eine abweichende Gestaltung. Wir verliessen den Embryo auf einem Stadium, in welchem er eine ungefähr birnförmige Gestalt besass (Fig. 422 u. 423). Aus dieser geht er in das pilzhutförmige Stadium über (Fig. 429), indem der eigentliche Embryo gegenüber dem Nabelstrang an Umfang gewinnt und zwar dadurch, dass er sich in zwei Richtungen vertical zur Axe des Nabelstrangs ausdehnt (Fig. 429). Diese beiden Richtungen entsprechen der Länge und Breite des Embryos. Die erstere überwiegt übrigens die andere sehr bald und nunmehr nimmt der Embryo eine gestreckte Form an (Fig. 430). Am Rücken ist er durch den Nabelstrang fixirt, die Bauchfläche ist frei. Das stumpfe Ende wird zum Kopf, das spitze Ende liegt hinten. Ganz in die Nähe des letzteren ist der Blastoporus

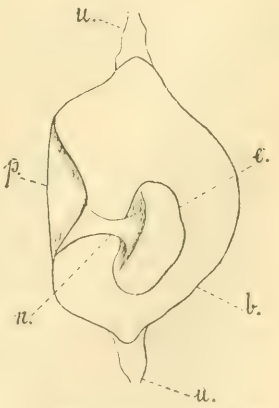


Fig. 429. Pilzhutförmiger Embryo von P. edwardsii im Brutraum (nach v. Kennel).
b Brutraum, *e* Embryo, *n* Nabelstrang, *p* Placenta, *u* Uteruslumen.

gerückt (Fig. 431 *A*, *bl*). Die Strecke zwischen ihm und dem Nabelstrang ist viel länger als die zwischen letzterem und dem Vorderende, da im hinteren Theil, vom Blastoporus aus, immer neues Zellenmaterial erzeugt wird. Die beiden Mesodermstreifen und ihre Gliederung in die Ursegmente sind in gleicher Weise vorhanden, wie dies von P. capensis geschildert wurde, doch tritt in Folge des geringen Umfanges der Eier der zweitheilige Keimstreif nicht so deutlich hervor, immerhin ist er auch hier zu erkennen (Fig. 431).

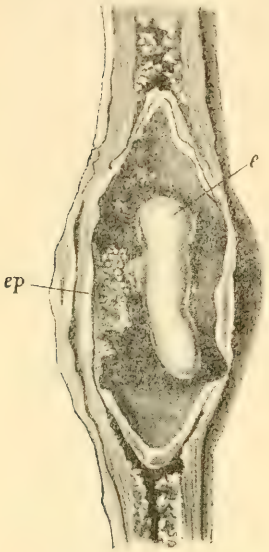


Fig. 430. Embryo von P. edwardsii im Brutraum (nach J. v. Kennel, aus Lang's Lehrb. d. vergl. Anat.)
e Embryo, *ep* Placenta.

Der Mund entsteht in entsprechender Lage wie bei P. capensis; Beziehungen zwischen ihm und dem Blastoporus sind hier nicht zu erkennen, da letzterer schon früher in Form einer leichten und wenig umfangreichen Einsenkung an das Hinterende zu liegen kam (Fig. 431 *A*). Auch der After soll nach Kennel unabhängig vom Blastoporus entstehen. Er kommt vor demselben als eine spaltförmige Einsenkung des Ectoderms zu Stande (Fig. 431 *A*).

Immerhin wird man, wenn sich die von Sedgwick für P. capensis gemachten Angaben als richtig erweisen, daran denken müssen, dass auch hier ursprünglich Beziehungen der Mund- und Afteröffnung zu dem Blastoporus vorhanden waren. Da die Lage beider Oeffnungen eine ganz gleiche ist wie bei P. capensis, so würde eine solche Deutung keine Schwierigkeiten machen.

Im Bezug auf die Lage der Wucherungszone stimmen v. Kennel's Beobachtungen an P. edwardsii ganz mit denjenigen an P. capensis und novaezealandiae überein, denn da dieselbe vom Blastoporus ausgeht, dieser aber hinter dem After liegt (Fig. 431 *A*), so wird auch die indifferente Zellenmasse hinter ihm gefunden.

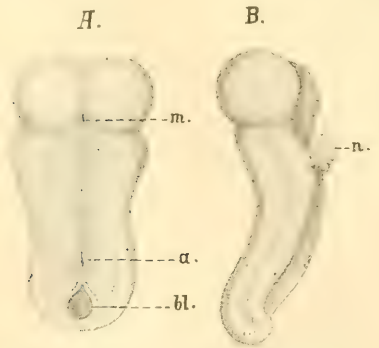


Fig. 431. *A* und *B* Embryo von P. edwardsii in der ventralen (*A*) und seitlichen Ansicht (*B*) (nach v. Kennel).
a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *n* Nabelstrang.

Es muss hier noch die **Verbindung des Embryos mit dem Mutterthier** erwähnt werden. Nach v. Kennel's Beobachtung wird dieselbe durch den Nabelstrang, sowie durch die embryonale und uterine Placenta vermittelt (Fig. 422 pag. 684, Fig. 429—431). Die massige Entwicklung dieser Organe spricht dafür, dass sie in den jüngeren Stadien zur Ernährung des Embryos beitragen, später treten sie mehr zurück und der Embryo wird dann wie bei P. capensis durch das Uterussecret ernährt. In Folge der festen organischen Verbindung des Embryos mit dem Uterus scheint ein Weiterrücken in dem letzeren ausgeschlossen. Die

von ihrem Brutsack fest umschlossenen Embryonen (Fig. 430) können nur durch ein ausgiebiges Wachsthum der zwischen dem Ovarium und dem Brutraum selbst gelegenen Theile des Uterus und durch allmähliche Resorption der hinteren Abschnitte bis an die Vagina gebracht werden. Wenn derjenige Embryo, welcher der Vagina zunächst lag, in diese übergetreten ist, muss sein Brutsack völlig resorbirt werden, ehe der nächstfolgende Embryo in die Vagina gelangen kann.

Die Verhältnisse des Austretens der Embryonen bei den südamerikanischen Peripatusarten ähneln ganz denjenigen bei dem Uebertritt der Insecteneier aus den Eiröhren in den Leitungsapparat. Dort wird ebenfalls der nach dem Ausstossen des Eies zurückbleibende leere Follikel völlig resorbirt, ehe das nächstfolgende Ei auszutreten vermag.

Die weitere Ausbildung der äusseren Körpergestalt besteht im Wesentlichen in der Längstreckung des Körpers, in der Sonderung von Kopf und Rumpf, sowie in der Entstehung der Gliedmassen und Sinnesorgane. Sie verläuft bei den verschiedenen Arten der Hauptsache nach in ziemlich übereinstimmender Weise, so dass wir hier keinen Unterschied für sie zu machen brauchen.

Eine wichtige Veränderung in der Gestalt des jungen Embryos wird durch die starke Ausbildung und Abgrenzung des Kopfsegmentes gegenüber dem Rumpfe hervorgebracht (Fig. 428 u. 431). Dieselbe tritt schon früh hervor und wird dadurch eingeleitet, dass das erste Paar der Ursegmente bis völlig an das vordere Körperende rückt und sich hier erheblich ausdehnt. So entsteht am Vorderende ein Paar umfangreicher Anschwellungen (die Kopflappen), welche sich bald durch eine Querfurche gegen den übrigen Körper absetzen und sich somit als Kopfabschnitt documentiren. An der Ventralseite desselben findet sich die Mundöffnung; an der Dorsalseite aber tritt ein Paar von Höckern auf (Fig. 428 *A* u. *B*), die sich bald vergrössern und als Anlage der Antennen zu erkennen sind. Bei P. capensis sollen dieselben etwas früher entstehen als die Extremitäten (Sedgwick), doch scheint der Unterschied kein bedeutender zu sein; bei P. edwardsii scheinen sie ungefähr gleichzeitig mit den Anlagen der Fussstummel aufzutreten. Mit den letzteren zeigen sie grosse Aehnlichkeit, unterscheiden sich aber durch ihre mehr dorsale und praeorale Lagerung von ihnen (Fig. 428, 432 u. 433).

Vor der Anlage der Antennen und mehr median gelegen treten bereits in einem früheren Stadium zwei kleine Höcker auf (Fig. 432 *x*), welche später mehr an den vorderen Rand des Kopfes verschoben werden (Fig. 436 *A* u. *B*). Diese von Kennel an P. edwardsii beobachteten Gebilde, deren Natur bisher unbekannt geblieben ist, sind noch in einem späteren Stadium, als Fig. 436 *B* es darstellt, zu erkennen und entschwinden dem Auge erst bei der beginnenden Faltenbildung der Kopfhaut. Wir werden von ihnen noch am Ende dieses Abschnittes zu sprechen haben (vgl. pag. 697).

Die Extremitäten entstehen als lateroventrale Auswüchse der Segmente in der Reihenfolge von vorn nach hinten (Fig. 428, 432 u. 433). Die Segmentirung selbst kommt am Körper hauptsächlich dadurch zum Ausdruck, dass sich die Ursegmente in Folge ihrer Erweiterung seitlich vorwölben. So erscheint der Embryo also besonders an den Seitentheilen wie eingekerbt (Fig. 428 *A* u. 432). In der Ventrallinie verläuft eine

Furche, welche die Zusammensetzung des Embryos aus den beiden Hälften des Keimstreifens erkennen lässt (Fig. 431). Dies gilt zumal für P. edwardsii, bei dem übrigens die Extremitäten erst später zur Anlage kommen als bei den afrikanischen und australischen Arten. Diese Verzögerung dürfte ebenfalls auf Rechnung der modificirten Entwicklungsweise im Uterus zu setzen sein, indem bei der innigen Verbindung, welche derselbe mit der Uteruswand eingeht, die Ausgestaltung seiner äusseren Form erst später eintritt. Bei P. novaezealandiae findet man die Extremitäten bereits, wenn die beiden Hälften des Keimstreifens noch weit von einander getrennt sind (Fig. 428) und auch bei P. capensis treten sie bereits früh auf.

Schon in frühem Stadium giebt der Embryo die anfängliche gestreckte Gestalt auf, indem sich sein Hinterende gegen die Ventralfläche einrollt (Fig. 427, pag. 688), ein Verhalten, welches entweder durch die Lage

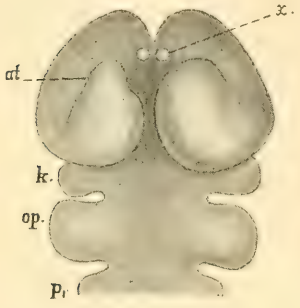


Fig. 432. Vordertheil eines Embryos von P. edwardsii. Rückenansicht nach J. v. Kennel).

at Antenne, *k* Kiefersegment, *op* Segment der Oralpapillen, p_I erstes (definitives) Rumpfsegment, *x* Höcker vor der Antennenanlage (vgl. pag. 691 und 697).

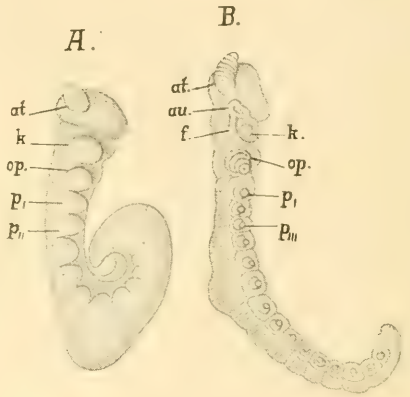


Fig. 433. *A* und *B* Embryonen von P. capensis in zwei verschiedenen Altersstadien (nach Sedgwick).

at Antenne, *au* Auge, *f* Falte, welche die Mundhöhle bilden hilft, *k* Kiefer, *op* Oralpapille, p_I—p_{III} erstes bis drittes Fusspaar.

in der Eihaut oder (secundär wie bei P. edwardsii) innerhalb des Brutraums bedingt ist. Die Einrollung wird bei P. edwardsii so stark, dass das Hinterende mehrere Windungen macht. Der Embryo von P. capensis zeigt zuerst ebenfalls die Einrollung des Hinterendes (Fig. 427), dieses streckt sich dann jedoch wieder; indem aber die Knickung in der Mitte des Körpers erhalten bleibt, liegt der Embryo so in der Eihülle, dass seine vordere und hintere Körperhälfte ungefähr parallel zu einander gerichtet sind und der Kopf das Hinterende berührt.

Bei P. novaezealandiae findet bereits auf einem früheren als dem in Fig. 428, *A* und *B* abgebildeten Stadium eine allem Anschein nach ventrale Einknickung des Embryos statt, infolge welcher derselbe eine gekrümmte Stellung annimmt, um sich dann bald wieder etwas zu strecken und die Form von Fig. 428 *A* und *B* zu erhalten. So müssen wir wenigstens die von L. Sheldon (No. 12, Theil I) gegebene Darstellung deuten bis noch Genaueres über diese Vorgänge bekannt wird. Nach dieser Darstellung liegen bei P. novaezealandiae die beiden Hälften des Keimstreifens anfangs recht weit aus einander, wie auch die Figur 428 *A* und *B* dies erkennen lässt.

Da die äussere Gestaltung des ausgebildeten Peripatus eine recht einfache ist, so vollzieht sich auch die weitere Ausbildung der äusseren Körperform auf sehr einfache Weise und bietet, mit Ausnahme des vorderen Körperabschnittes, nichts besonders Bemerkenswerthes dar. Die Bildung der Extremitäten setzt sich in der geschilderten Weise weiter nach hinten fort (Fig. 433), bis die definitive Anzahl erreicht ist. Wo die beiden Hälften des Keimstreifens weiter auseinander liegen wie bei P. novaezealandiae, rücken sie zur Bildung der Ventralfläche aneinander, ein Vorgang, welcher durch die allmähliche Resorption des Dotters mit befördert wird. Gleichzeitig erhält auch die Rückenfläche ihre definitive Gestaltung. Die Ringelung des Körpers und die Papillen, welche er im ausgebildeten Zustande an seiner Oberfläche zeigt, machen sich in Form von Falten und leichten Erhebungen der Epidermis geltend.

Der Endabschnitt des Körpers ist bis zur Ausbildung der definitiven Form ungefähr knopfförmig. An seiner Unterseite liegt entweder in einem Ausschnitt (so bei P. edwardsii) oder auf einer Papille, wie bei P. capensis, der After. Zwei leichte Ausbuchtungen, (die Analpapillen), welche scheinbar dem Endabschnitt angehören, sind als Extremitätenanlagen aufzufassen und gehören demnach einem echten Segment an. Die Extremitäten selbst haben ihre bleibende Gestaltung angenommen, indem sie sich schärfer vom Körper absetzten und die einer Gliederung nicht unähnliche Ringelung an ihnen auftrat. An ihrem freien Ende entstehen als Cuticularbildungen die beiden Chitinkrallen. Aus ihrer früheren, mehr ventralen Lagerung sind die Füsschen in ihre definitive Stellung zwischen Rücken- und Bauchfläche gerückt.

Bezüglich der Lage des Afters muss noch erwähnt werden, dass man ihn infolge seiner Lagerung vor der Wucherungszone einem wirklichen Segment zugerechnet hat. Auf verschiedenen Zeichnungen v. Kennel's und Sedgwick's nach Querschnitten, welche die Afteröffnung treffen, sieht man wohlausgebildete Ursegmente den Endabschnitt des Darms umlagern. Man müsste also jedenfalls eine Verschiebung des ursprünglich dem Endabschnitt zugehörigen Afters nach vorn annehmen. Wie sich der After des ausgebildeten Thieres zur Segmentirung des Körpers verhält, und ob er aus dem Bereich derselben wieder völlig nach hinten gerückt ist, scheint noch nicht genügend festgestellt zu sein.

Weniger einfach als die Ausbildung des Rumpfes verläuft diejenige des vorderen Körperabschnittes. Hier treten dadurch Complicationen ein, dass in die Bildung des definitiven Kopfes ausser dem eigentlichen Kopfsegment noch zwei weitere Segmente einbezogen werden, und dass die Anhänge derselben eine dementsprechende Umgestaltung erfahren. Damit ergeben sich für Peripatus Verhältnisse, wie wir sie bereits für die Crustaceen kennen lernten, und wie wir sie in noch mehr übereinstimmender Weise bei den Arachniden, Myriopoden und Insecten wieder antreffen.

Am Kopfsegment haben die Anlagen der Antennen eine Veränderung insofern durchgemacht, als sie sich bedeutend in die Länge streckten und eine Ringelung, ähnlich wie diejenige der Füsschen, an ihnen auftrat (Fig. 433 *at*). Die Augen *(au)* sind schon etwas früher (bei P. capensis) neben den Antennen in etwas ventraler Lagerung als flache Ectodermeinsenkungen zur Anlage gekommen. Bei P. edwardsii entstehen sie dicht hinter der Basis der Antennen. Von besonderer Wichtigkeit ist das weitere Verhalten des Mundes sowie der beiden zu ihm in Beziehung tretenden Gliedmaassenpaare.

Abgesehen davon, dass die bei dem theilweisen Schluss des Blastoporus übrig bleibende vordere Oeffnung nicht direct zur Mundöffnung wird, sondern in Folge einer Einsenkung des Ectoderms eine Verlagerung ins Innere erfährt und dadurch die Uebergangsstelle des Vorderdarms in den Mitteldarm bildet[1]), stellt auch die nunmehrige Mundöffnung nicht die definitive Mündung des Darmes nach aussen dar, sondern sie wird von verschiedenen Erhebungen des Ectoderms überlagert, welche eine secundäre Mundhöhle über ihr bilden. Dieser Vorgang beginnt damit, dass auf der Aussenseite der ersten auf die Antennen folgenden Extremität (Fig. 433 u. 434 *k*) eine Falte auftritt, welche dicht an der Extremität anliegt und sich noch nach hinten auf die Ventralfläche des Embryos fortsetzt (Fig. 433 u. 435 *f*, 434 *p*). Diese Falte erscheint gekerbt, und bei P. edwardsii wird sie durch eine Reihe eng aneinander liegender Papillen repräsentirt (Fig. 434 u. 436). In späteren Stadien verändern die beiderseitigen Falten ihre Lage in der Weise, dass sie median gegen die Mundöffnung vorücken und somit die an ihrer Innenseite gelegenen Extremitätenanlagen gegen den Mund hindrängen. Indem sie sich noch mehr erheben, kommen die Extremitäten zusammen mit der Mundöffnung in eine Höhle, die definitive Mundhöhle, zu liegen (Fig. 436). Die Extremitäten selbst aber werden zu den Kiefern des Peripatus. Ihr distaler Abschnitt erscheint zur Zeit, wenn die geschilderte Umwallung der Mundöffnung beginnt, durch eine Furche tief eingekerbt. Hier entstehen die beiden festen Chitinzähne jedes Kiefers (Fig. 436 *A* u. *B*). Durch diese Gebilde, welche den doppelten Krallen der Füsse zu vergleichen sind, bethätigen die Kiefer noch beim ausgebildeten Thiere ihren Charakter als Extremitäten.

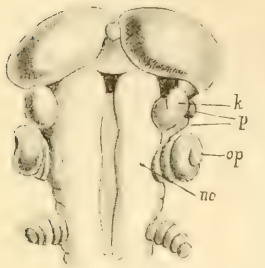


Fig. 434. Vordertheil eines Embryos von P. edwardsii, von der Ventralseite gesehen (nach v. Kennel, aus Lang's Lehrb. d. vergl. Anatomie).

k Kiefer, *no* Oeffnung der Nephridien des Segmentes der Oralpapillen (*op*), *p* Papillen der Falten, welche seitlich die Kiefer umfassen.

Zur völligen Ausbildung der Mundhöhle kommen noch einige weitere Gebilde hinzu. Zwischen den Scheitellappen und ventral von ihnen tritt eine längliche Erhebung auf (Fig. 436 *ol*), welche später direct vor dem leicht geschwungenen scharfen Rand der Mundöffnung steht und sodann bei der Umwallung der Mundöffnung durch die seitlichen Falten mit dieser in die Mundhöhle hinein rückt (Fig. 436 *B*). Nach vorn schliessen letztere sich dann über der von Kennel als Oberlippe bezeichneten unpaaren Papille zusammen (Fig. 437). Die hinteren, nicht gekerbten Fortsetzungen der seitlichen Falten bewirken den hinteren Abschluss der Mundhöhle, auf deren Boden nunmehr die Mundöffnung liegt, umgeben von den Kiefern und der Oberlippe.

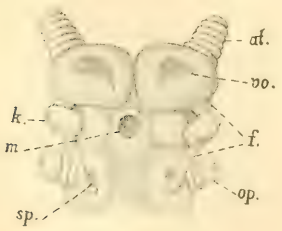


Fig. 435. Kopftheil eines Embryos von P. capensis (nach Sedgwick).

at Antenne, *f* Mundfalte, *k* Kiefer, *m* Mundöffnung, *op* Oralpapille, *sp* Mündung der Speicheldrüsen, *vo* Oeffnung des Ventralorganes.

[1]) Vgl. weiter unten pag. 705.

Bei dem Vorrücken der seitlichen Falten gegen die Mundöffnung wurden auch die Ventralorgane der beiden ersten Segmente zum Theil mit in die Mundhöhle verlagert (Fig. 436, *A* vo_1 und vo_2). Von ihnen wird weiter unten noch die Rede sein. — Eine ganz ähnliche Falte wie diejenige, welche die Umwallung der Mundöffnung bewirkt, tritt nach v. Kennel's Beobachtung zuweilen noch an der Aussenseite der seitlichen Falten auf (Fig. 436 *B*, $f_{,,}$), doch scheint dieses Verhalten nicht constant zu sein. Immerhin dürfte dadurch noch mehr bestätigt werden, was an und für sich schon wahrscheinlich ist, dass man es in diesen Faltenbildungen nicht etwa mit Extremitätenanlagen zu thun hat, wie dies vermuthet worden ist (Moseley).

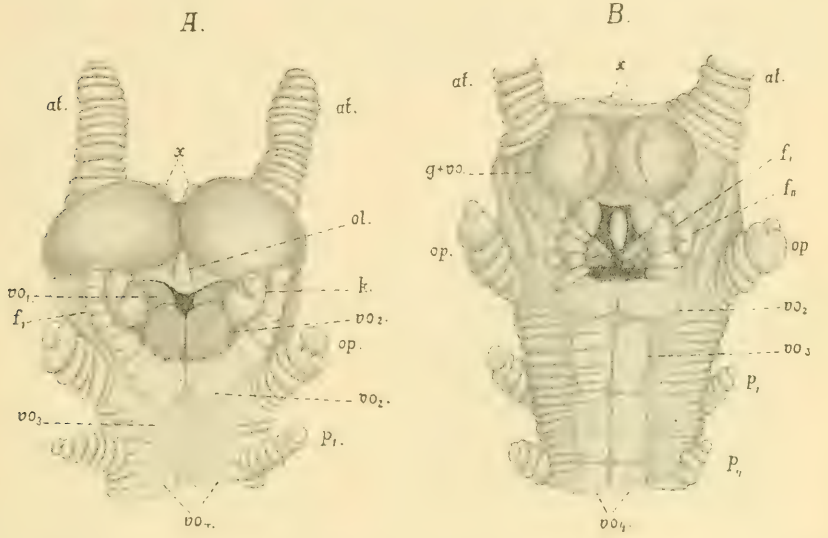


Fig. 436. *A* und *B* Vordertheile von Embryonen des P. edwardsii, ventrale Ansicht (nach J. v. Kennel).

at Antennen, *f*, die in Papillen zerlegte Falte, welche die Mundhöhle umschliesst, $f_{,,}$ die ausserhalb von *f*, gelegene Falte. In der Mundhöhle liegen die zweitheiligen Kiefer und vor ihnen die Oberlippe. $g + vo$ Ganglion und Ventralorgan des Kopfabschnittes, in *B* mit der spaltförmigen Einsenkung des Ventralorganes, *k* Kiefer, *ol* Oberlippe, *op* Oralpapillen, $p_{,}$, $p_{,,}$ erstes und zweites Fusspaar, vo_1—vo_4 Ventralorgane der Kiefer- und Oralpapillen, sowie der beiden ersten (definitiven) Rumpfsegmente, vo_2 ist in einen vorderen und hinteren Theil getrennt, *x* Höcker vor der Antennenanlage (pag. 691 und 697).

In nicht so enge Beziehungen, wie das erste auf die Antennen folgende Gliedmaassenpaar tritt das nächstfolgende zum Munde. Abgesehen davon, dass es keine Chitinhaken zur Entwickelung bringt, behält es in seiner Gestaltung mehr den Extremitätencharakter. Es rückt zwar ebenfalls gegen die Mundöffnung hin, bleibt aber ausserhalb des Ringwalles der Mundhöhle gelegen (Fig. 437). Schon früh zeichnet sich dieses Gliedmassenpaar vor den andern durch seine starke Entwickelung aus (Fig. 433 *B*, *op*). Es repräsentirt die sog. Oralpapillen, an deren Spitze die Schleimdrüsen ausmünden. Beim ausgebildeten Thier liegen die Oralpapillen ebensoweit vorn wie die Kiefer (pag. 437). Man muss daher das Segment der Oralpapillen zum Kopf rechnen. Ausser dem primären Kopfabschnitt gehen also drei Segmente in dessen Bildung ein, das Segment der Antennen, der Kiefer und der Oralpapillen.

Anfangs tritt der Kopf des Embryos in Folge der mächtigen Ausbildung der Scheitellappen stark gegen den übrigen Körper hervor (Fig. 428 u. 431); im Laufe der Entwickelung aber nimmt er an Umfang ab, der Mund rückt mehr gegen das Vorderende, womit dann der Hauptsache nach die Gestaltung des ausgebildeten Thieres erreicht ist.

Die Jungen werden mit der vollen Anzahl der Extremitäten geboren. Die Dauer der Entwickelung soll nach den Angaben der Autoren eine ausserordentlich lange sein (Sedgwick, Nr. 11). Bei P. novaezealandiae soll sie 8—9, bei P. capensis gar 13 Monate betragen (?), und bei den südamerikanischen Arten dürfte sie dann wohl nicht minder lange Zeit in Anspruch nehmen. Der Nabelstrang, welcher bei den letzten Arten den Embryo mit der Placenta verbindet, wird zur Zeit der stärkeren Längsstreckung und Einrollung des Embryos derart verändert, dass sein Lumen sich gegen das Ectoderm desselben abschliesst. Daraufhin degenerirt dann allmählich der Nabelstrang und nur in seltenen Fällen bleibt er länger erhalten. Die Ernährung des Embryos wird nunmehr durch Einschlucken der umgebenden Eiweissmasse bewerkstelligt, welche letztere Ernährungsweise auch den Embryonen des P. capensis zukommt, abgesehen von einer etwaigen endosmotischen Aufnahme von Nährflüssigkeit.

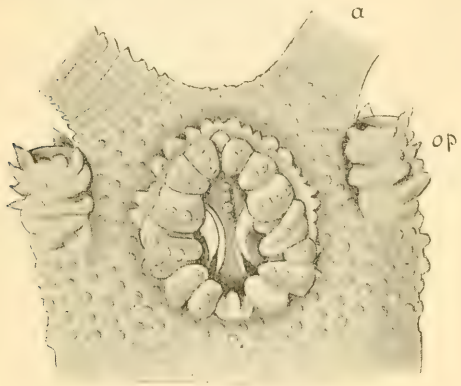


Fig. 437. Kopf des P. edwardsii in ventralen Ansicht (nach Sedgwick, aus Lang's Lehrbuch der Vergl. Anat.)

a Antenne (zum grössten Theil abgeschnitten), *op* Oralpapille. In der Mundhöhle die zweigetheilten Kiefer. Die Mundhöhle selbst von den in Papillen getheilten Falten umgeben.

Zur Auffassung der Kopfanhänge des Peripatus.

Die Natur der beiden hinteren Paare von Kopfanhängen des Peripatus ist nicht zweifelhaft. Sie entsprechen den Extremitäten des Rumpfes und konnten bereits in Vorstehendem ohne Weiteres als solche in Anspruch genommen werden, welche bei der Einbeziehung zweier (primärer) Rumpfsegmente in den Kopf zu Mundwerkzeugen umgewandelt werden. Anders verhält es sich mit den Antennen. Sie unterscheiden sich von den Rumpfgliedmaassen durch ihre dorsale und praeorale Lagerung. In dieser Beziehung stimmen sie durchaus mit den Antennen der Myriopoden und Insecten überein, und wir halten sie für homolog mit diesen. Nach oben hin im Thierreich scheint uns somit die Homologie gesichert, anders nach unten hin. Es müssten die Antennen sowohl des Peripatus wie der Myriopoden und Insecten ihrer Lagerung nach den Kopffühlern der Anneliden verglichen werden, welche sich (praeoral) am Kopfabschnitt finden und dieselbe Stellung zur Scheitelplatte einnehmen, wie die Antennen der genannten Formen zum Gehirn. Gegen eine derartige Vergleichung scheint uns aber die Entstehungsweise der Antennen des Peripatus zu sprechen. Sowohl in ihrer ersten Anlage wie in ihrer nachfolgenden Ausbildung zeigen die Antennen eine grosse Uebereinstimmung mit den Rumpfgliedmaassen (Fig. 433—436), was bei einer

Betrachtung der von Sedgwick und v. Kennel gegebenen Bilder stark hervortritt. Wie die Extremitäten erhalten sie die gleiche äussere Ringelung, und in sie hinein erstreckt sich ein Fortsatz des Ursegmentes, so dass sie ebenfalls als hohle Zapfen erscheinen wie die Extremitäten. Ja, es soll von dem Ursegment der Antennen ein Canal nach aussen führen, welcher dem Nephridialkanal der Rumpfsegmente entsprechen würde. Kurz, es ist eine so grosse Uebereinstimmung in der Anlage der Antennen und Extremitäten vorhanden, dass man sich schwer entschliessen kann, sie für principiell von diesen verschiedene Gebilde zu halten. Man möchte viel eher geneigt sein, ihnen den gleichen Ursprung zuzuschreiben und annehmen, dass sie nur weiter nach vorn gerückt sind. Diese Vermuthung wird unterstützt durch das Verhalten der Antennen bei den Insecten. Auch sie zeigen in der Anlage, nicht nur in der Form, was dort weniger auffallend wäre, sondern auch in der Lage die grösste Uebereinstimmung mit den (primären) Rumpfgliedmaassen, ja sie liegen sogar anfangs postoral (Fig. 489, pag. 795). Wir möchten aus diesem Verhalten der Antennen des Peripatus und der Insecten schliessen, dass dieselben zwar unter sich homologe Gebilde sind, aber nicht mit den Kopffühlern der Anneliden verglichen werden dürfen, mit andern Worten, dass sie ursprünglich Anhänge des (primären) Rumpfes und nicht des primären Kopfabschnittes waren.

Bei einer derartigen Auffassung müsste man annehmen, dass der primäre Kopfabschnitt sehr stark zurückgetreten ist, und ein primäres Rumpfsegment (das erste) zum Theil seine Stelle eingenommen hat. Ein Fingerzeig, wie und weshalb dies geschah, ist in der Einbeziehung weiterer (primärer) Rumpfsegmente in den (definitiven) Kopf gegeben. Die Verwendung der vorderen Gliedmaassenpaare zu Mundwerkzeugen brachte eine theilweise Umwandlung in Sinneswerkzeuge (Taster der Insecten) und ein schliessliches Ueberwiegen eines derselben als Fühler mit sich. — Auch das Gehirn müsste bei einer solchen Auffassung zum Theil dem ersten (primären) Rumpfsegment zugerechnet und könnte nicht allein von der Scheitelplatte abgeleitet werden. Doch bereitet dies kaum Schwierigkeiten, wenn man sieht, wie bei Peripatus die Ganglien des Kiefersegmentes aus einer postoralen in eine praeorale Lagerung übergeführt und in das Gehirn einbezogen werden (pag. 702). Ganz entsprechend verhalten sich die Ganglien der zweiten Antennen bei den Crustaceen (pag. 364).

Die Ausfüllung des sog. Kopfabschnittes bei Peripatus durch ein völlig reguläres Ursegmentpaar mit ununterbrochener epithelialer Wandung entspricht wohl dem Verhalten eines Rumpfsegmentes, nicht aber des Kopfabschnittes der Anneliden.

Wenn der primäre cephalische Abschnitt, welcher bei der Annelidentrochophora die Kopffühler trägt, wirklich eine Rückbildung erfahren hat, so könnte man erwarten, noch Spuren davon zu finden. Als solche möchten wir die beiden kleinen Höcker ansprechen, welche vor den Antennenanlagen auftreten, und deren Bedeutung bisher völlig dunkel geblieben ist (Fig. 432 und 436, *x*). Wir möchten die Vermuthung aussprechen, dass sie möglicherweise Reste der primären Annelidenfühler darstellen. Durch diese, wie uns scheint, recht naheliegende Auffassung wird zugleich eine auffallende Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Crustaceen gewonnen. Für die Homologie ihrer Kopfanhänge wurde weiter oben (pag. 366) eine ähnliche Auffassung geltend gemacht, und dementsprechend ihrem frontalen Sinnesorgane dieselbe Bedeutung zugeschrieben, wie jenen kleinen Höckern (*x*) vor den Antennenanlagen des Peripatus.

Wir können es übrigens nicht für ganz unwahrscheinlich halten, dass auch dem ausgebildeten Peripatus noch Reste jenes Organs zukommen, wodurch die Uebereinstimmung mit dem bei vielen Crustaceenlarven noch functionirenden frontalen Sinnesorgan eine noch auffallendere sein würde. Jene Höcker bleiben, wie aus v. Kennel's Darstellung zu ersehen ist, sehr lange erhalten, und vielleicht haben sie sich der Beobachtung nur dadurch entzogen, dass später die papillenartigen Erhebungen der Haut auftreten, welche diese beim ausgebildeten Thiere in Menge besitzt. St. Remy (No. 8) beschreibt und zeichnet am Gehirn des ausgebildeten Peripatus eine (paarige) gangliöse Erhebung („formation de nature inconnue"), welche der Lage nach jenen beiden Höckern am Kopfe des Embryos entspricht, und welche wohl als Lobus eines primären Tentakelnerven aufgefasst werden könnte. Freilich finden sich auch in der nachgelassenen Arbeit Balfour's ähnliche Gebilde als (von verschiedenen Stellen der Dorsalfläche) abgehende Nervenpaare beschrieben, aber auch von diesen könnte eines jenem Sinnesorgan zugehören.

Wir können es uns nicht versagen, bei dieser Gelegenheit auf die Sinnesorgane hinzuweisen, welche bei verschiedenen Myriopoden (z. B. Lithobius, Polyxenus und Glomeris) am Scheitel gefunden werden und deren Innervirung vom „Thalamus opticus" aus geschehen soll (Tömösvary, Litt. Verz. der Myriopoden No. 22, pag. 760). Ausdrücklich müssen wir aber dazu bemerken, dass diesem Hinweis thatsächliches Material bisher nicht zu Grunde liegt, welches einen erfolgreichen Vergleich dieser eigenthümlich gestalteten Sinnesorgane, die übrigens noch nicht genau genug bekannt sind, mit dem Frontalorgan der Crustaceen, bezw. jenen selbst noch nicht genügend erforschten Höckern des Peripatus gestattet.

Bei einer Betrachtung jüngerer Embryonen von Peripatus (z. B. desjenigen der Fig. 433 *A*) erscheint die Lageveränderung der Antenne, wenn man sie aus einer Extremität hervorgegangen denkt, keine sehr bedeutende, zumal wenn man die bei den Insecten obwaltenden Verhältnisse zum Vergleich heranzieht. Weniger leicht lässt sich die Lage der Augen des Peripatus mit der hier vertretenen Auffassung vereinigen. Sie liegen weiter zurück als die Antennen und dicht an dem Gehirntheil, welchen man vom ersten (primären) Rumpfsegment herleiten muss. Die Augen können wohl aber (wenigstens unter den obwaltenden Verhältnissen) nur dem primären Kopfabschnitt zugeschrieben werden, zumal sie bei Peripatus im Bau weit eher mit den Augen der Anneliden als mit denen der Arthropoden übereinstimmen. Man kann dieses Verhalten nur so erklären, dass es durch die Verschiebung der verschiedenen Theile bedingt ist, welche in die Bildung des Kopfes eingehen.

3. Die Bildung der Organe.

A. Körperdecke, Nervensystem und Sinnesorgane.

a. Die Körperbedeckung.

Das Ectoderm bildet im grössten Theil des Körperumfangs beim Embryo eine einschichtige Lage kubischer Zellen. Nach Sedgwick's Beobachtung sollen bei P. capensis die Ectodermzellen, besonders der Dorsalfläche, eine schwammige Structur zeigen und nach aussen nicht scharf begrenzt sein. Sedgwick schreibt ihnen desshalb die Fähigkeit der Aufnahme flüssiger Nahrung zu und meint, dass die von Kennel beschriebene Placenta infolge dieser Fähigkeit des Ectoderms als ein mehr specialisirtes Organ der Nahrungsaufnahme zu Stande kommen

konnte. — Die Veränderungen, welche das Ectoderm bei dem Uebergang in die definitive Körperdecke erfährt, sind nicht sehr wesentlich. Nach aussen wird die zarte Cuticula abgeschieden, welche dem ausgebildeten Thier zukommt. An einigen Stellen, z. B. an der Ventralseite der Füsschen wird das Ectoderm mehrschichtig und scheidet hier eine dickere Chitinlage aus, desgleichen am freien Ende der Füsschen, wo auf gleiche Weise die Krallen gebildet werden.

b. Das Nervensystem und die Ventralorgane.

Das Nervensystem und die Ventralorgane entstehen aus zwei mächtigen Ectodermverdickungen, welche an der Ventralseite des Kopfabschnittes und derjenigen des (primären) Rumpfes durch rege Vermehrung der Zellen gebildet werden. Die so entstehenden beiden Längswülste machen sich zu der Zeit bemerkbar, wenn die Füsschen sich schärfer vom Körper absetzen. Ihre Ausbildung schreitet von vorn nach hinten fort.

Nach Sedgwick's Darstellung geht jeder dieser beiden Längswülste direct in eine entsprechende Verdickung des Kopf- (Antennen-) segmentes über, nach Kennel's Beobachtung ist dies nicht der Fall, sondern die Wülste enden stumpf abgerundet vor dem Kopfabschnitt (Fig. 434), so dass der aus dem Kopfabschnitt hervorgehende Theil des centralen Nervensystems getrennt von dessen übrigen Theilen entstehen würde[1]). Uebrigens findet nach v. Kennel's Angabe auch zwischen Kopf- und Rumpftheil der Längswülste zur Zeit, wenn diese sich anlegen, eine Verdickung des Ectoderms statt. Allerdings ist dieselbe bei Weitem nicht so voluminös. Da es sich hier aber nur um die Bildung einer Commissur, d. h. eines weniger umfangreichen Theiles handelt, könnte dieses Verhalten doch auf eine Continuität zwischen Kopf- und Rumpftheil hinweisen. Die Frage nach der continuirlichen Entstehung des Kopf- und Rumpftheiles des centralen Nervensystems ist bereits bei Behandlung der Anneliden besprochen worden (pag. 190). Freilich ist sie auch bei ihnen noch nicht als erledigt zu betrachten, doch sind sie diejenigen Formen, bei denen eine Entscheidung dieser Frage noch am ehesten erwartet werden kann.

Die geschilderte paarige Verdickung der Ventralfläche giebt nicht nur dem Nervensystem, sondern auch den Ventralorganen den Ursprung (v. Kennel, No. 4). Auf Querschnitten durch den Embryo zeigt sich, dass die Verdickung wie nach aussen auch nach der Innenseite des Körpers vorspringt (Fig. 442 und 443, pag. 709 u. 711). In der Mitte der die Verdickung bildenden Zellmasse entsteht dann ein ungefähr parallel zur Wand gerichteter Spalt, welcher eine äussere von einer inneren Zellenmasse trennt (Fig. 442 *B*). Diese Spaltung verläuft ebenso wie die Anlage der Längswülste selbst in der Richtung von vorn nach hinten. Die innere Zellenmasse repräsentirt die Anlage des Nervensystems (*n*), die äussere, mit der Epidermis in Verbindung bleibende, diejenige der sog. Ventralorgane (*vo*), deren Ausbildung und Bedeutung zunächst ins Auge gefasst werden soll.

[1]) Von einer völlig getrennten Entstehung des Gehirns und der Bauchganglienkette kann hier insoforn nicht wohl gesprochen werden, weil zum Gehirn auch das Ganglion des Kiefersegmentes hinzugezogen wird, wie sogleich gezeigt werden soll. Ueber den Werth des jetzigen Gehirns als eines wirklichen cephalischen Abschnittes dürften infolge dieses Verhaltens, sowie infolge der Betrachtungen, welche wir über die Beziehung der Antennen zu den Extremitäten anstellten, Zweifel nicht ausgeschlossen sein.

Die Ventralorgane. Indem der Spalt, welcher die Anlage des Nervensystems von derjenigen der Ventralorgane trennt, in jedem Segment durch eine zellige Verbindungsbrücke zwischen beiden Organen unterbrochen wird (Fig. 443 *B*, pag. 711), kommt eine Segmentirung der Ventralorgane zu Stande, die sich auch äusserlich an denselben bemerkbar macht. Diese in der Mitte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Füsschen gelegene Verbindungsstelle von Ventralorgan und Nervenstrang bleibt bis zur Reife des Embryos erhalten und wird auch noch beim ausgebildeten Thier gefunden (v. Kennel). In ihrer weiteren Entwicklung verflachen sich die Ventralorgane und lassen an ihrer Aussenfläche eine leichte Einsenkung erkennen. Gleichzeitig rücken sie auf einander zu und stossen schliesslich in der Mittellinie an einander. Während sie anfangs ausserordentlich massig waren (Fig. 442 und 443 *B*), treten sie jetzt gegenüber dem Umfang des Embryos weit mehr zurück (Fig. 444,

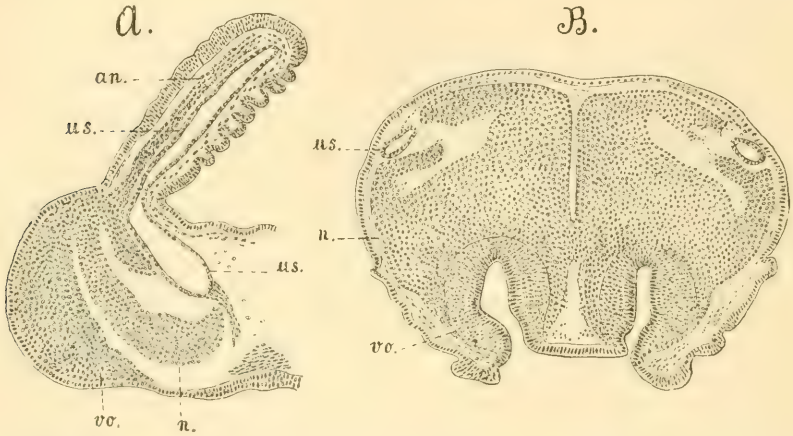


Fig. 438. *A* und *B* Querschnitte durch den Kopf von Embryonen des P. edwardsii (nach v. Kennel). In *A* ist die Hälfte des Schnittes fortgelassen.

an Antennennerv, *n* Gehirn (aus Zellen- und Fasersubstanz bestehend), *us* Ursegment des Kopfes, *vo* Ventralorgan.

pag. 714). Mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos werden sie immer unansehnlicher und stellen beim ausgebildeten Thier nur noch eine wenig umfangreiche follikuläre Einsenkung der Epidermis dar, welche als unpaares Gebilde auf der Verbindungslinie je zweier gegenüberliegender Füsschen gelegen ist (v. Kennel) und bisher übersehen wurde.

Ein besonderes Verhalten zeigen die Ventralorgane der vorderen Segmente. Diejenigen des Segmentes der Oralpapillen sowohl, wie die des Kiefersegmentes werden in die Mundhöhle einbezogen und lassen sich am Grunde derselben noch einige Zeit erkennen (Fig. 436 *A*, vo_1 u. vo_2). Die beiden hinteren vereinigen sich und bilden die Hinterwand des Schlundes, die vorderen aber bleiben durch den Schlund getrennt. Infolgedessen entwickelt sich jedes für sich weiter, und beide lassen die äussere Einsenkung (nach v. Kennel's Auffassung den ursprünglicheren Charakter) deutlicher erkennen, als die übrigen Ventralorgane des Rumpfes. Noch weit mehr ist dies der Fall bei jenen Gebilden, welche wohl als Ventralorgane des Kopfsegmentes aufzufassen sind. Es sind dies zwei

nebeneinander gelegene tiefe Einsenkungen der Epidermis an der Ventralseite des Kopfsegmentes (Fig. 438 *B*, *vo*), welche in gleicher Weise wie die Ventralorgane des Rumpfes durch Abspaltung einer äusseren von einer inneren Ectodermschicht und Einstülpung der ersteren entstanden sind. Diese Einstülpungen, welche anfangs weit offen sind und sich später fast ganz schliessen, sind schon bei einer äusseren Betrachtung des Embryos anfänglich als Gruben, später in Form unregelmässig gestalteter Spalten an der Ventralfläche der Scheitellappen zu erkennen (Fig. 435 und 436 *B*, pag. 694 u. 695). Später erfolgt der völlige Schluss der Ventralorgane und die Ablösung derselben aus dem Zusammenhang mit der Epidermis. Da beide Blasen sich tief in die Masse des Gehirns einsenkten (Fig. 438 *B*) und so in einem engen Zusammenhang mit diesem gelangten, ist es erklärlich, dass sie, wenn das Gehirn im Vergleich zum Kopf weniger umfangreich wird und an dessen Dorsalseite rückt, demselben folgen und in Form einer dickwandigen Blase, dem sog. Hirnanhang des Peripatus, mit ihm verbunden bleiben. Das Ventralorgan des Kopfsegmentes würde sich, wenn wir es hier wirklich mit einem solchen zu thun haben, von denen des Rumpfes dadurch unterscheiden, dass es seine Verbindung mit der Epidermis allem Anschein nach völlig aufgiebt.

Die Bedeutung der Ventralorgane ist bisher dunkel geblieben. Ihre mächtige Entwicklung in früher Zeit des Embryonallebens und das Zurücktreten beim ausgebildeten Thier spricht dafür, dass man es in ihnen mit Organen zu thun hat, welche bei den Vorfahren stärker entwickelt waren. Aus ihrer Lage könnte man schliessen, dass vielleicht der grösste Theil der Ventralfläche durch starke Bewimperung als Bewegungsapparat functionirt habe, ähnlich dem ventralen Flimmerfeld der Anneliden. Die Verbindung mit dem Nervensystem bietet infolge der Entstehung des letzteren aus diesen Ectodermmassen nichts Besonderes. Vielleicht wird bei der Ontogenese noch fortgesetzt Zellenmaterial der Ventralorgane zur Ausbildung der Bauchkette verwendet. v. Kennel's Angabe, dass die allmählich sich verringernde Zellenmasse der Ventralorgane bei der weiteren Ausbildung der Epidermis Verwendung finde, scheint für die ursprüngliche Zugehörigkeit dieser Organe zur Epidermis zu sprechen, zumal sie auch in ihrer grössten Masse den Zusammenhang mit dieser nie aufgeben, ausgenommen die Ventralorgane des Kopfabschnittes. Was diese letzteren anbetrifft, so ist die Aehnlichkeit mit denjenigen Bildungen eine höchst auffallende, welche wir bei den Arachniden als Scheitelgruben kennen lernten, und welche dort mit der Bildung des Nervensystems in engster Beziehung stehen (pag. 546 und 583). Die Figur 438 *B* zeigt, wie die „Ventralorgane" des Kopfes bei Peripatus sich eng an die Anlage des Gehirns anlagern. Ein Vergleich der Figuren 435 und 436 *B* mit den Fig. 346 *C*, 349 und 370 *B*, pag. 541 ff. und 582 lässt dagegen erkennen, wie auch äusserlich die Lage jener Einstülpungen grosse Uebereinstimmung zeigt. Freilich ist man nach unserer jetzigen Kenntniss von der Natur der Ventralorgane nicht berechtigt, diesen Vergleich weiter auszuführen.

Das Nervensystem. Wenn sich die Anlage der beiden Längsnervenstämme von derjenigen der Ventralorgane abspaltet, tritt an der dorsalen Seite der ersteren ein Belag von Fasersubstanz auf, der anfangs nur dünn ist, allmählich aber stärker wird (Fig. 443 u. 444, pag. 711 u. 714). Diese Lagerung der Fasersubstanz zur Masse der Ganglienzellen bleibt im Wesentlichen erhalten, denn auch beim ausgebildeten Thier findet sich die Fasermasse dorsal von den Ganglienzellen (Balfour, No. 1), und nur einige

wenige der letzteren schieben sich dorsal über die Fasermasse hinweg. Dieses Verhalten des Peripatus muss als ein ursprüngliches angesehen werden. Bei höher differencirten Formen, z. B. den Crustaceen und Arachniden wird die Fasermasse zwar auch noch peripher angelegt, jedoch bald von Ganglienzellen überdeckt und ins Innere der Ganglien verlagert. Es wurde bereits bei Betrachtung der Crustaceen (pag. 361) darauf hingewiesen, dass das Auftreten der Fasersubstanz an den inneren peripheren Theilen der Bauchstränge einen ursprünglichen Zustand darstellen mag.

Von den Commissuren, welche bei Peripatus in reicher Anzahl die Nervenstämme verbinden, wird nur angegeben, dass sie aus diesen wie die peripheren Nerven hervorwachsen, und zwar sollen die letzteren durch ein Aussenden von Nervenfasern gebildet werden (v. Kennel).

Das Gehirn entsteht in übereinstimmender Weise mit dem übrigen Centralnervensystem, doch ergeben sich hier nachträglich gewisse Complicationen, indem die Antheile zweier Segmente zu seiner Bildung zusammentreten. Die Abspaltung der Ganglienanlage von der Epidermisverdickung (Ventralorgan) erfolgt im Kopf ungefähr so wie in den anderen Segmenten, doch erstreckt sich die Fasersubstanz hier schon bald tiefer in die Ganglienzellenmasse hinein und wird von dieser zum Theil dorsal überlagert (Fig. 438 *B*). Von dieser dorsalen Zellenmasse setzt sich ein Zellenstrang in die Antennenanlage fort, es ist dies die Anlage des Antennennerven (v. Kennel, No. 4; Sedgwick, No. 10, Theil III und IV). Letzterer erscheint demnach als directe Fortsetzung des Gehirnganglions und soll sich dadurch von allen übrigen peripheren Nerven unterscheiden, welche nur als Aussendungen von Nervenfasern (ohne Antheilnahme von Ganglienzellen) gebildet werden.

Die vom Kopfabschnitt gelieferte Nervenmasse nimmt bald an Umfang so stark zu, dass sie den grössten Theil der Kopfhöhle erfüllt. Die Ganglienzellenmasse, von welcher der Tentakelnerv ausgeht, schiebt sich mehr gegen die Mittellinie hin und bildet an der Dorsalfläche des Gehirns jederseits einen umfangreichen eiförmigen Wulst (Fig. 439 g_{I}). Die beiden Ganglienhälften sind anfangs durch einen tiefen Spalt getrennt. Dieser wird später dadurch überbrückt, dass sich die Fasermassen beider Gehirnhälften zu einer Commissur (der sog. oberen Schlundcommissur, v. Kennel) vereinigen. Diese Commissur ist also eine secundäre Bildung. Es scheint, dass in sie auch weiter hinten gelegene Theile des Gehirns eingehen. Letztere gehören aber nicht mehr dem Kopfsegment an, sondern werden von dem darauf folgenden (Kiefer-)Segment gebildet.

Bei der Umwallung der Kiefer werden auch die Ganglien dieses Segmentes in die Tiefe und gegen die Dorsalseite zu gedrängt, so dass die betreffenden Ganglien bald bei einer Betrachtung des Embryos von der Rückenseite zu erkennen sind (v. Kennel, Fig. 439 g_{III}). Man muss wohl annehmen, dass dieses Hinaufrücken entlang der schon vorhandenen Schlundcommissur stattfand. Die Verschmelzung wird in Kurzem eine sehr innige, und man erkennt die Kiefergauglien als zwei ziemlich umfangreiche Erhebungen hinter den Antennenganglien (Fig. 439 g_{III}) Die Fasermasse der Kiefergauglien tritt von beiden Seiten her zur Bildung einer Commissur, der unteren Schlundcommissur, zusammen, was dadurch geschehen kann, dass sich das Hinterende dieser Ganglien abwärts neigt. Bei einer derartigen Bildungsweise der unteren Schlundcommissur

ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass man es in ihr mit einem ursprünglichen Gebilde zu thun hat. Letzteres würde vielleicht eher für eine weiter nach hinten gelegene Commissur gelten können, welche aus Zellen besteht (Fig. 439 *c*). Freilich verbindet diese Commissur zwei gangliöse Anschwellungen, welche man eher dem Segment der Oralpapillen zurechnen möchte. Alle folgenden Commissuren sollen, wie schon erwähnt, durch Aussendungen der Fasersubstanz gebildet werden.

Bei der Bildung des Gehirnes von Peripatus ist als wichtigster Punkt die Verschmelzung der Kieferganglien mit den Ganglien des Kopfabschnittes anzusehen, denn damit ist ein Verhalten gegeben, welches Peripatus von den Myriopoden und Insecten unterscheidet, soweit wir bis jetzt wissen, und ihn eher zu den Crustaceen hinleitet, bei denen die Ganglien des Segmentes der II. Antenne mit dem Gehirn vereinigt werden (vgl. pag. 364). Es liegt daher nahe, die Kiefer des Peripatus nicht den Mandibeln der Insecten, sondern vielmehr der II. Antenne der Crustaceen gleichzustellen. Die daraus von selbst sich ergebende Frage, ob das entsprechende Segment der Insecten zum Wegfall gekommen ist, bezw. wie sich das Mandibelsegment dazu verhält, dürfte bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse eine erfolgreiche Discussion kaum zulassen (vgl. auch weiter unten, pag. 906).

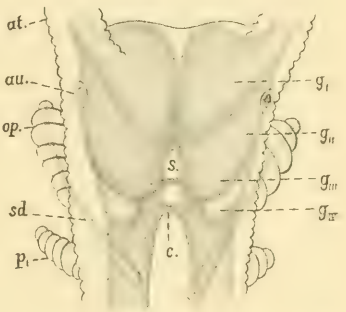


Fig. 439. Vordertheil des centralen Nervensystems eines Embryos von P. edwardsii, auf etwas früherem Stadium als das der Fig. 436 *B*. Dorsalansicht (nach v. Kennel).

at Antenne, *au* Auge, *c* erste Commissur nach der Schlundcommissur, g_I und g_{II} Kopfantheil des Gehirns, g_{III} Antheil des Kiefersegmentes, g_{IV} darauf folgende Ganglien, *op* Oralpapille, p_I erstes Fusspaar, *s* Durchtrittsstelle des Schlundes, *sd* Schleimdrüse.

Die enge Verbindung, welche das Kiefersegment mit dem Kopfabschnitt des Peripatus eingeht, erhebt die früher ausgesprochene Auffassung zu grösserer Wahrscheinlichkeit, dass auch das (jetzt als Kopfabschnitt bezeichnete) Antennensegment auf gleiche Weise mit einem früher vorhandenen und jetzt grösstentheils rückgebildeten Kopfabschnitt vereinigt worden sein könnte. Wir wurden zu dieser Annahme geführt durch das Vorhandensein jener beiden vor den Antennenanlagen auftretenden Höcker (Fig. 436 *x*) und durch die grosse Uebereinstimmung in der Bildungsweise der Antennen und Füsschen. Damit lässt sich freilich die Angabe schlecht vereinigen, dass der Antennennerv in seiner Bildungsweise von den peripheren Nerven principiell verschieden sein soll, doch scheint uns dieser Punkt noch zu wenig beachtet worden zu sein, als dass er als völlig ausschlaggebend angesehen werden könnte.

c. Die Augen.

Die Augen werden bereits angelegt, wenn die Trennung des Nervensystems von den Ventralorganen noch nicht erfolgt ist. An der dorsalen Grenze der Ectodermverdickung des Kopfabschnittes senkt sich jederseits hinter der Antennenanlage und ein wenig ventral von dieser eine kleine Grube ein, deren Boden anfangs mit der Ectodermverdickung in Verbindung steht, sich aber bald von ihr ablöst. Die Grube schliesst sich

zu einer Blase, welche sich vom Ectoderm losschnürt. Diese Blase ist nach aussen gegen die Epidermis zu einschichtig, nach innen mehrschichtig. In ihren Zellen tritt an der inneren Begrenzung Pigment auf. In der Höhlung der Blase wird die Linse ausgeschieden. Die Zellen der hinteren und seitlichen Wand liefern die Stäbchen der Retina. In der verdickten Rückwand der Augenblase trat schon vorher eine Differencirung in Zellen- und Fasersubstanz auf, und es erfolgt an dieser Stelle die Vereinigung mit einem vom Gehirn ausgesendeten Fortsatz, dem Nervus opticus. Letzterer stellt also eine nachträgliche Bildung dar (v. Kennel).

Eine etwas andere Auffassung von der Entstehung der Augen hat Sedgwick. Nach ihm gehört die Gegend, wo sie entstehen, noch dem Gehirn zu, auch sollen sie die Verbindung mit diesem nicht aufgeben, indem die Rückwand der Augenblase mit der Zellenmasse des Gehirns vereinigt bleibt. An dieser Stelle entsteht später durch blosse Einschnürung der Sehnerv. Die Augen entstehen so grösstentheils vom Gehirn aus und werden nur vom Ectoderm der Oberfläche überdeckt; sie sind „cerebral eyes", wie sie Sedgwick bezeichnet, im Gegensatz zu v. Kennel, welcher sie unabhängig vom Gehirn entstehen lässt, wie oben gezeigt wurde.

Vielleicht lassen sich die Beobachtungen, welche man über die Entstehung der Augen des Peripatus gemacht hat, mit denen über die Augenentwicklung bei den Anneliden vereinigen. Die Augen von Peripatus zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit den höher organisirten Augen der Anneliden, wie sie den Alciopiden zukommen. Nach Kleinenberg's Beobachtung (Anneliden, Litt. No. 26) entstehen die Augen der Alciopiden zwar getrennt vom Kopfganglion, als zwei Einstülpungen des Ectoderms, aber die hintere Wand der Augenblase soll in enge Beziehung zum Gehirn treten, indem sie direct Zellenmaterial an dieses abgiebt. Jedenfalls scheinen eine Zeitlang die Elemente beider Organe in inniger Vereinigung zu stehen und zwar in der Gegend, wo später der Sehnerv gebildet wird (vgl. pag. 191). Wenn sich Kleinenberg's Beobachtung bestätigt, könnte man daran denken, dass auch bei Peripatus noch ähnliche Verhältnisse obwalten, und dass die von einander abweichenden Auffassungen v. Kennel's und Sedgwick's dadurch ihre Erklärung finden.

B. Die Schleimdrüsen und Cruraldrüsen.

Als ectodermale Bildungen und zwar als Einsenkungen an der Spitze der Oralpapillen nehmen die Schleimdrüsen ihren Ursprung (Fig. 435). Anfangs stellen sie eine flache Grube dar, die sich aber allmählich tiefer einsenkt und mit ihrem blinden Ende nach hinten auswächst. So sind sie auf dem Stadium der Fig. 436 *B* zu einen keulenförmigen Schlauch geworden (Fig. 439 *sd*), welcher bis an den Darm vorgedrungen ist. Dieses Wachsthum geht in den folgenden Stadien immer weiter, so dass die Drüsen eine bedeutende Länge erreichen. Dabei behalten sie ihre einfache schlauchförmige Gestalt; die Verzweigungen, welche sie beim ausgebildeten Thier zeigen, treten erst kurz vor der Geburtsreife des Embryos als Ausstülpungen des Schlauches auf (v. Kennel).

Die Schleimdrüsen sind wohl als Modificationen der Cruraldrüsen anzusehen, welche (bei den einzelnen Peripatusarten in verschiedener Zahl und Vertheilung) als sackförmige Gebilde in den seitlichen Abtheilungen der Leibeshöhle liegen und an der Ventralseite der Füsschen ausmünden.

Die Cruraldrüsen treten erst in späten Stadien der Embryonalentwicklung als Ectodermeinstülpungen auf, welche an der Basis der Füsschen distal von der Oeffnung der Nephridien gelegen sind (Fig. 444 *c*, Sedgwick). Beim Männchen (von P. capensis) sind auch die Cruraldrüsen des letzten Beinpaares zu langen Drüsenschläuchen umgewandelt (Balfour).

C. Der Darmcanal.

Zur Bildung des Darmes vereinigen sich eine ectodermale Vorder- und Enddarmeinstülpung mit dem Entoderm.

Wir lehnen uns hier hauptsächlich an die von Sedgwick für P. capensis gegebene Darstellung an, weil wir die Verhältnisse bei dieser Form für ursprünglichere halten müssen als bei den von Kennel sehr genau studirten amerikanischen Arten. Uebrigens beziehen sich die Verschiedenheiten beider Formen hauptsächlich auf die ersten Stadien der Anlage des Darmes, während in den späteren Stadien wieder eine grössere Uebereinstimmung hervortritt.

Um die Bildung des Darmes zu verstehen, müssen wir auf das von Sedgwick beschriebene Gastrulastadium des P. capensis zurückgehen. Dort führt der Blastoporus in eine Höhle, welche von einer vacuolenreichen Plasmamasse mit eingelagerten Kernen ausgekleidet wird. Diese voluminöse kernhaltige Masse muss wohl als entsprechend dem Dotter mit eingelagerten Kernen bei P. novaezealandiae aufgefasst werden. Bei letzterer Form bildet der kernhaltige Dotter zum Theil die Begrenzung der Urdarmhöhle. Bei beiden Formen streckt sich der Blastoporus in die Länge (Fig. 441 *A*), und seine Ränder nähern sich einander, um in der Mittellinie zu verwachsen (Fig. 441 *A—C*). Während dieses Vorgangs ordnet sich die vacuolenreiche Zellenmasse zu einem regelmässigen Epithel an, welches dort, wo der Blastoporus noch vorhanden ist, in das Ectoderm übergeht, im Bereich des zum Schluss gekommenen Blastoporus aber sich zu einem Rohr zusammenschliesst, welches anfangs noch mit den dort gelegenen Mesodermstreifen in Verbindung stehen soll, sich aber später auch von diesen isolirt und nunmehr ein gesondertes Entodermrohr darstellt.

Bei P. novaezealandiae gestaltet sich dieser Vorgang infolge des Dotterreichthums anders. Die Entodermzellen sollen sich dort an der Peripherie des Dotters zu einem Epithel anordnen, welches demnach die Dottermasse umschliesst. Letztere würde dann bei der weiteren Ausbildung des Darmes allmählich resorbirt. Die Bildung des Mundes und des Afters erfolgt in ähnlicher Weise wie bei P. capensis (Sheldon).

Die beiden beim Schluss des Blastoporus übrig bleibenden Oeffnungen (Fig. 441 *D*) werden zum Mund und After, aber nicht so, dass sie direct in diese übergingen, sondern es findet an beiden Oeffnungen noch eine Einsenkung des Ectoderms statt, so dass die Verbindungsstelle zwischen Ectoderm und Entoderm ins Innere verlagert wird und so ein ectodermaler Vorder- und Enddarm zu Stande kommt.

Durch die Gestaltsveränderungen, welche der Embryo erleidet, wird auch die Anlage des Darmkanales beeinflusst. In Folge der Krümmung des Embryos reicht das Entoderm vorn und hinten über Mund und After hinaus (Fig. 440 *A*). Die Vorderwand des Stomodaeums verläuft daher nach vorn. Dies ändert sich aber mit dem weiteren Wachsthum

des Embryos, wenn der Mund mehr an das Vorderende verlagert wird, wodurch der vordere Entodermsack zurücktritt und das Stomodaeum nunmehr nach hinten gerichtet erscheint (Fig. 440 *B*). Am hinteren Theil des Darmes hat das Wachsthum des Embryos ähnliche Veränderungen hervorgebracht. Bisher lag die dorsale Wand des vorderen Darmabschnittes der Körperwand eng an (Fig. 440 *A* und *B*); jetzt hebt sich diese von ihr ab und erweitert sich nach vorn (Fig. 440 *C*). Dabei folgt ihr ein Divertikel des Entoderms, während das Stomodaeum seine frühere Lage beibehält. Auch diese Divertikelbildung verstreicht im Laufe der

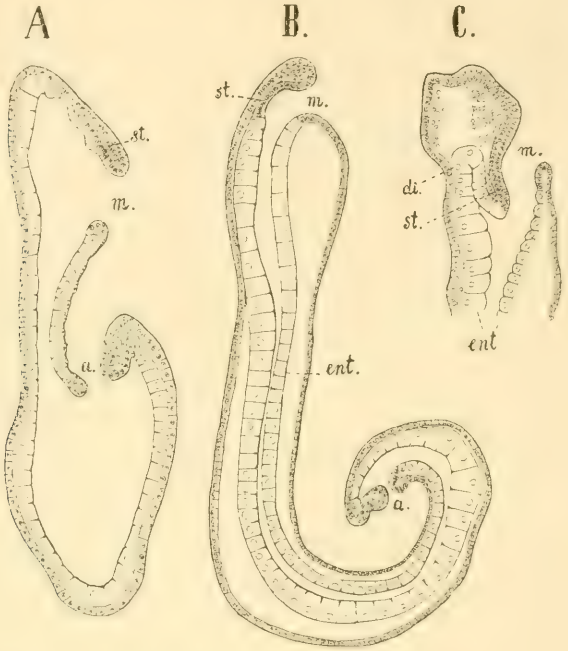


Fig. 440. *A—C* mediane Längsschnitte durch Embryonen von P. capensis in verschiedenen Altersstadien (nach Sedgwick).
a After, *di* vorderer Entodermdivertikel, *ent* Entoderm, *m* Mund, *st* Stomadaeum (Vorderdarm).

weiteren Entwicklung wieder, und der Darm verläuft dann gerade gestreckt nach hinten. Aus dem ectodermalen Vorderdarm geht der muskulöse Schlundkopf des Peripatus (unter Betheiligung mesodermalen Gewebes) hervor. Die Umbildungen, welche der Mund von aussen her erfährt, wurden bereits bei Betrachtung der äusseren Körperform geschildert (Fig. 436, pag. 695).

Bei den amerikanischen Peripatusarten verhält sich der Darmcanal schon in Bezug auf seine erste Anlage verschieden, insofern der langgestreckte Blastoporus dort nicht vorkommt (v. Kennel). Die nach aussen völlig abgeschlossene Anlage des Mitteldarmes, welche aus den einwuchernden Zellen hervorging (Fig. 422 und 423, pag. 684 und 685) ist dort sackförmig. Mit der Verlängerung des Embryos wird auch sie schlauchartig in die Länge gestreckt. Ihre Verbindung mit dem Ectoderm erhält sie durch Verlöthung des Entoderms mit dem Ectoderm, die bei der Mundöffnung mit einer Einsenkung

des letzteren verbunden ist. So entsteht ventral an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf der Mund und vor dem Blastoporus der After (Fig. 431 *A*). Es wurde bereits früher (pag. 690) darauf hingewiesen, dass beide Oeffnungen eine entsprechende Lagerung zeigen wie bei P. capensis, und dass sie vielleicht ursprünglich Beziehungen zu dem Blastoporus hatten. v. Kennel nimmt solche freilich nicht an und scheint auch wenig geneigt, den diesbezüglichen Beobachtungen an den anderen Peripatusarten grossen Werth beizulegen. So giebt er auch der von ihm beobachteten und von uns in Anlehnung an die englischen Autoren als Blastoporus bezeichneten Rinne am Blastoderm des neuseeländischen Peripatus eine andere Deutung. Es wurde schon mehrfach hervorgehoben, dass die Entwicklung der amerikanischen Arten in ihren ersten Stadien vielfachen Veränderungen unterworfen war und solche sich wohl auch in Bezug auf die erste Anlage des Darmcanals geltend machten.

Die weitere Ausbildung des Vorderdarmes verläuft ganz ähnlich, wie schon geschildert, durch Verlagerung der primären Mundöffnung nach innen, wobei ebenfalls ein vorderes Entodermdivertikel auftritt. Dagegen soll die vor dem Blastoporus durch Bildung eines Spaltes entstandene Afteröffnung (Fig. 431 *A*) nicht zum definitiven After werden. Sie schliesst sich vielmehr durch Aneinanderlegen ihrer Ränder, und eine kurze Strecke vor ihr tritt dann eine Ectodermeinstülpung auf, welche bis zum Entoderm vordringt, und mit ihm verlöthet. So ist der definitive Enddarm und After gebildet, welcher letzterer dann infolge ungleichen Wachsthums des Embryos mehr an dessen hinteres Ende verlagert wird (v. Kennel).

Die mesodermalen Bildungen.

Die Bildung der Hauptmasse des Mesoderms erfolgt von einer am Hinterende des Blastoporus gelegenen Wucherungszone aus und erstreckt sich von hier in Form zweier symmetrisch zur ventralen Mittellinie gelagerten Bänder (Mesodermstreifen) nach vorn. Wo ein spaltförmiger Blastoporus vorhanden ist, wie bei den afrikanischen und australischen Arten, liegen die Mesodermstreifen demselben dicht an, finden sich also an der Uebergangsstelle des Ectoderms in das Entoderm. Nach erfolgtem Schluss des Blastoporus liegt die dabei restirende hintere Oeffnung (Afteröffnung) vor der Wucherungsstelle, und ebenso verhält sich die Lagerung des Afters bei den eines spaltförmigen Blastoporus entbehrenden amerikanischen Arten.

Die englischen Autoren bezeichnen die Wucherungszone in Analogie mit den Verhältnissen der Wirbelthiere als Primitivstreif und eine rinnenförmige Einsenkung desselben als Primitivrinne. Wenn eine solche vorhanden ist, müsste man sie wohl als Fortsetzung des Blastoporus auffassen und annehmen, dass es nicht der hinterste Theil desselben ist, der als After erhalten bleibt. Die Wucherungsstelle selbst ist als an dem hinteren Blastoporusrand gelegen aufzufassen. An dieser Stelle erfolgt eine massige Anhäufung von Zellen, und hier stehen die Keimblätter noch mit einander in Verbindung. Insofern sich von dieser indifferenten Zellenmasse aus die Mesodermstreifen nach vorn erstrecken, zeigen diese Verhältnisse eine gewisse Uebereinstimmung mit denjenigen der Anneliden. Sedgwick spricht sogar von Polzellen des Mesoderms, über die aber Sicheres nicht bekannt ist. Es ist zweifellos,

dass die Hauptproduction des Mesoderms von hinten, von der Wucherungszone her erfolgt, doch ist bei der dichten Anlagerung der Mesodermstreifen an die Ränder des Blastoporus eine Antheilnahme derselben an der Vergrösserung der Mesodermstreifen nicht ausgeschlossen (Sedgwick). Bei den amerikanischen Arten scheint eine solche Betheiligung übrigens bestimmt nicht stattzufinden. Hier erfolgt von der als Blastoporus anzusehenden Einwucherungsstelle die Vergrösserung der Mesodermstreifen nach vorn, und ihr Wachsthum ist es auch, welches die Verlängerung des ganzen Embryos bedingt. Hier scheidet sich die Mesodermmasse von der sackförmig gestalteten Mitteldarmanlage (Fig. 422 und 423), doch nicht so scharf, dass nicht noch in späteren Stadien, wenn bereits eine viel weitere Differencirung des Mesoderms eingetreten ist, ein Zusammenhang des letzteren mit dem Entoderm auf der einen und dem Ectoderm auf der anderen Seite nachzuweisen wäre. Demnach darf auch hier das Mesoderm als auf der Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm entstehend aufgefasst werden.

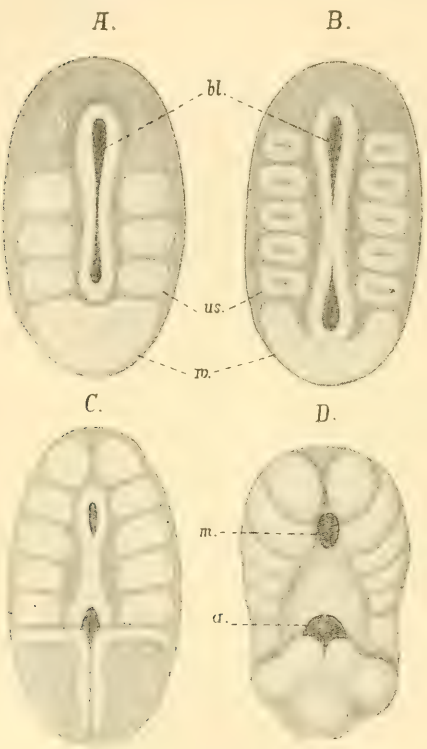


Fig. 441. *A—D* Embryonen von P. capensis in ventraler Ansicht, um die Segmentirung des Mesoderms zu zeigen (nach Balfour und Sedgwick).

a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *us* Ursegmente, *w* Wucherungszone.

Die weitere Ausbildung der Mesodermstreifen zeigt die grösste Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie wir sie bei den Anneliden kennen lernten. Ehe sie noch das Vorderende des Blastoporus erreicht haben, gliedern sie sich in einzelne hinter einander gelegene Abschnitte (Fig. 441 *A—C*, *us*). In diesen treten sodann Höhlungen auf, und indem diese sich allmählich erweitern, ordnet sich das Zellenmaterial der einzelnen Segmente zu einem regelmässigen Epithel an. So entstehen die paarigen Ursegmente. Bei ihrer weiteren Ausdehnung legt sich, wie das somatische und splanchnische Blatt der Anneliden, die äussere Wand dem Ectoderm, die innere dem Entoderm an (Fig. 442). Je ein Paar von Ursegmenten gehört zu einem Körpersegment. Die Differencirung der Ursegmente beginnt im vordersten Theil der Mesodermstreifen und schreitet nach hinten fort. Demnach ist das erste zur Anlage kommende Ursegmentpaar dasjenige des Kopfabschnittes. Dasselbe wird weit umfangreicher als alle übrigen Ursegmente. Es breitet sich bis beinahe zur ventralen und dorsalen Mittellinie aus, ohne dass sich aber seine beiden Hälften berührten und damit die Bildung eines Mesen-

teriums veranlasst würde. Dem vordersten Ursegmentpaar folgen die anderen in der Ausbildung nach, und ihre Zahl vermehrt sich mit dem Wachsthum des Körpers. Querschnitte, welche durch den Körper eines Embryos geführt werden, welcher sich auf dem Stadium der Differenzirung der Ursegmente befindet, zeigen besonders im vorderen und hinteren Körperabschnitt dasselbe Bild wie Querschnitte eines Annelidenembryos: das Ectoderm mit seiner ventralen Verdickung, im Innern die beiden Segmenthöhlen, begrenzt von der epithelialen, an das Ectoderm und Entoderm sich anlegenden Wandung (Fig. 442).

Das zuletzt geschilderte Stadium der anatomischen und histologischen Differenzirung ist bereits bei den jungen Embryonen vorhanden, wie sie durch die Fig. 430 repräsentirt werden, und erleidet keine wesentliche Aenderung bis zu einem Stadium mit 12—15 äusserlich ausgeprägten Segmenten und der vollen Zahl innerer Segmente, welche dem ausgebildeten Thier zukommt (v. Kennel).

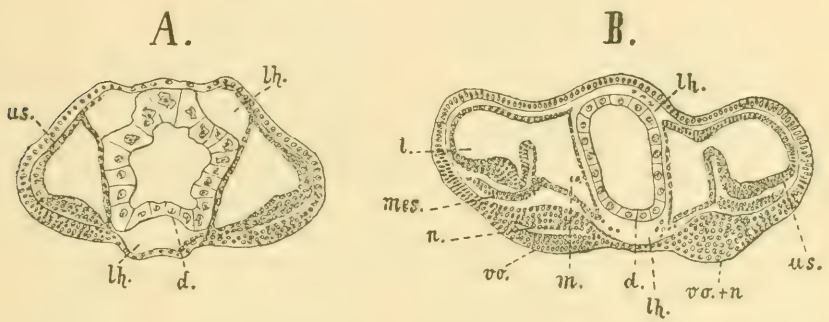


Fig. 442. *A* und *B* Querschnitte durch Embryonen von P. capensis (*A*) und edwardsii (*B*) nach Sedgwick und v. Kennel).

A Querschnitt eines Embryos ungefähr vom Stadium der Fig. 433 *A*, durch die Gegend der Oralpapillen. *B* Querschnitt durch ein Rumpfsegment eines jungen Embryos. *d* Darm (Entoderm), *lh* dorsaler und ventraler Raum zwischen Ecto- und Entoderm (Theil der primären und späteren definitiven Leibeshöhle), *l* lateraler, *m* medianer Theil der Segmenthöhle, *mes* vom Ursegment abgelöste Mesodermtheile, *n* Anlage des Bauchstranges, *us* Ursegment, *vo* Ventralorgan, *vo* + *n* gemeinsame Verdickung des Ventralorganes und Bauchstranges.

Wenn die Mesodermstreifen des Peripatus in die Reihe der hinter einander liegenden Ursegmente zerfallen sind, ist die Uebereinstimmung mit den Anneliden eine sehr auffallende, die fernere Ausbildung des Mesoderms aber verläuft insofern in abweichender Weise, als nicht die Segmenthöhlen zur definitiven Leibeshöhle werden, sondern diese als Pseudocöl ausserhalb der Ursegmente entsteht. Was von den letzteren erhalten bleibt, geht in die Bildung der Nephridien und Genitalorgane ein (v. Kennel, Sedgwick).

Die Bildung der definitiven Leibeshöhle und der Nephridien wird dadurch eingeleitet, dass die Ursegmente an ihrer ventralen Wand eine Verdickung erfahren und infolge dieser Zellwucherung die Segmenthöhle in zwei Räume, einen dorso-medialen und einen lateralen, geschieden wird (Fig. 442 *B*, *m* und *l*), die anfangs noch in Verbindung mit einander bleiben, später aber gänzlich von einander abgetrennt werden (Fig. 446 *A*, pag. 718). Dabei rückt der dorsale Theil immer mehr gegen die Mittellinie des Rückens zu, der laterale aber zieht sich zum grossen Theil in die Anlage der Extremität hinein (Fig. 446, v. Kennel, Sedgwick).

Schon ehe diese Trennung eingetreten ist, und so lange die Ursegmente noch ihre sackförmige Gestalt bewahren, ragt an denselben ein vorderer dorsaler Zipfel über einen Theil des vorhergehenden Ursegmentes hinweg, erstreckt sich also in das vorhergehende Körpersegment hinein. So erklärt es sich, dass auf Querschnitten des einen Segmentes ein Theil der Segmenthöhle des folgenden mit getroffen wird, und dass später der abgeschnürte dorsale Abschnitt über den ventralen Theil des vorhergehenden Segmentes zu liegen kommt.

Der laterale Theil der Ursegmente liefert die Nephridien, der dorsomediale die Geschlechtsdrüsen in den Segmenten, welche dieselben enthalten; in den übrigen Segmenten schwindet er, indem seine Zellenelemente zur Bildung des Blutgefässsystems, der Musculatur und zur weiteren Ausbildung des Pseudocöls verwendet werden. Wir betrachten zunächst die letztere.

D. Leibeshöhle und Blutgefässsystem.

Noch ehe die Trennung der Ursegmente in zwei Abschnitte erfolgte, hob sich das früher dicht am Entoderm anliegende Ectoderm von diesem ab, wodurch dorsal und ventral vom Darm ein freier Raum entstand, welcher bereits die erste Andeutung der definitiven Leibeshöhle darstellt (Fig. 442 *A* und *B*, *lh*). In diese beiden Räume wandern Mesodermzellen ein, welche sich von den Ursegmenten ablösen. Indem diese Zellen sich an das Entoderm und Ectoderm anlegen, wird der anfangs nur von diesen beiden Keimblättern begrenzte und demnach als primäre Leibeshöhle aufzufassende Raum zu einer von Mesodermelementen begrenzten Höhle (Fig. 443 *A*, *lh*). Während diese beiden Räume in Folge der Art ihrer Entstehung eine Segmentirung nicht aufweisen, ist dies dagegen der Fall bei einem anderen Abschnitt der definitiven Leibeshöhle, welcher durch Auseinanderweichen der Zellenelemente in der verdickten somatischen Wand des lateralen Ursegmenttheiles entsteht (Fig. 443 *A*, *l.lh*). Die erst segmental angeordneten Höhlungen fliessen später zusammen, und daraus resultiren die beiden continuirlich durch den Körper verlaufenden seitlichen Räume, in denen beim ausgebildeten Thier die Nervenstämme liegen. Mit diesen Räumen ist ein anderer Raum in der Entstehung übereinstimmend, welcher noch mehr peripher in den Extremitätenanlagen zur Ausbildung kommt und welcher die Nephriden umgiebt (Fig. 443 und 444 *p.lh*). Dieser, am besten als pedale Leibeshöhle zu bezeichnende Raum fliesst später mit jenen seitlichen Räumen theilweise zusammen, so dass, wo dies der Fall ist, Nephriden und Längsnerven in einem gemeinsamen Raum zu liegen kommen.

Zur Bildung des mittleren Raumes, welcher beim ausgebildeten Thier den Darm und die Genitalorgane in sich fasst, vereinigen sich mehrere Höhlen. Nach Sedgwick's Angaben treten nach aussen zu von dem dorsalen Theil des Ursegmentes und zum Theil durch dessen Wand begrenzt, zwei neue Räume auf (Fig. 443 *B*, *pe* und *m*. *lh*). Der untere derselben vereinigt sich später mit dem schon früh aufgetretenen Raum unterhalb des Darmes (*lh*) zur Bildung des grössten Theiles des bleibenden medianen Raumes, während der obere die Anlage des Pericardialraumes darstellt.

Die beiderseitigen Pericardialräume dehnen sich mehr gegen die dorsale Mittellinie hin aus, wobei der Rest des Ursegmentes mehr nach

unten verschoben wird. Der schon früh oberhalb des Darmes entstandene Abschnitt der definitiven Leibeshöhle (*lh*) scheint dabei von den Pericardialräumen grösstentheils verdrängt zu werden. Diese fliessen schliesslich in der Mittellinie zusammen und bilden den gemeinsamen Pericardialraum (Fig. 444 *pe*). Indem sich von seiner Begrenzung (nach Sedgwick sowohl von der dorsalen wie von der ventralen) Zellen loslösen und ein im Pericardialraum gelegenes Rohr bilden, entsteht das Herz (Fig. 444 *h*).

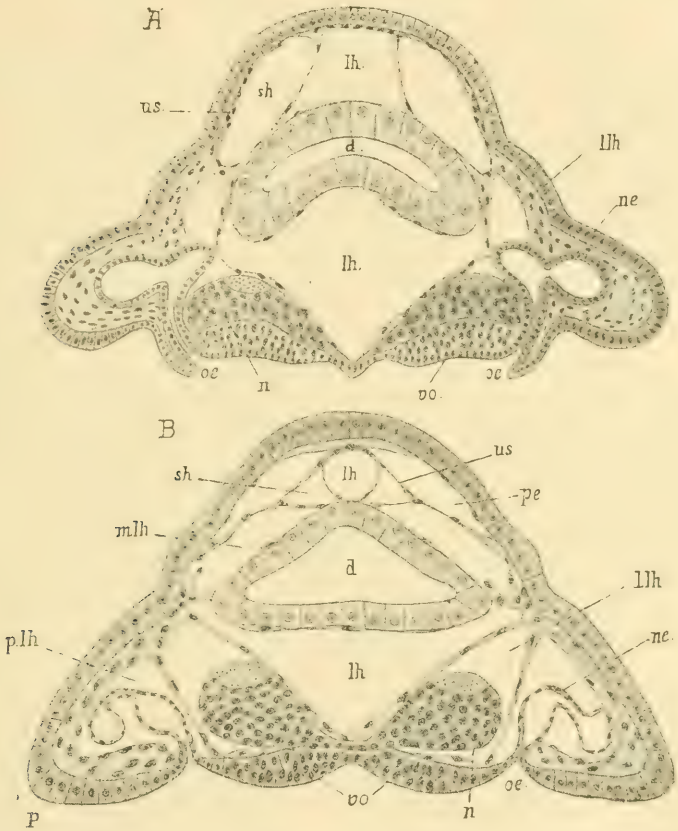


Fig. 443. *A* und *B* Querschnitte durch Embryonen von P. capensis in verschiedenen Altersstadien (*A* durch das Segment der Oralpapillen) (in etwas schematisirter Darstellung nach Sedgwick).

d Darm, *lh* dorsaler und ventraler Mediantheil der (definitiven) Leibeshöhle, *l.lh* lateraler Theil der Leibeshöhle, *m.lh* seitlicher Theil des mittleren Raumes der Leibeshöhle, *n* Anlage des Bauchnervenstranges, *ne* Nephridien (in *A* Anlage der Speicheldrüsen), *oe* äussere Oeffnung derselben, *p* Fuss, *pe* Pericardialraum, *p.lh* pedale Leibeshöhle, *sh* Segmenthöhle, *us* dorsomedialer Theil der Ursegmente, *vo* Ventralorgan.

Die Ostien des Herzens, deren Bildung nicht näher verfolgt wurde, entstehen erst spät, bei dem geburtsreifen Embryo. Wie man aus den Abbildungen Fig. 443 und 444 erkennt, sind bei der Bildung des Herzens jedenfalls auch die Ursegmente (*us*) betheiligt.

Aus losgelösten Mesodermzellen, welche sich an die Herzwand von aussen anlegen, entsteht die mit dem Fettkörper der Insecten verglichene Zellmasse innerhalb des Pericardialraumes. Dieselbe erinnert unwillkürlich an die wahrscheinlich den Pericardialdrüsen der Molluscen homologen Zellwucherungen am Rückengefäss der Anneliden, doch ist eine Homologisirung dieser beiden Gebilde schon deshalb ausgeschlossen, weil die Pericardialdrüse als Wucherungen des Peritonealepithels innerhalb der secundären Leibeshöhle, jene Zellenmasse des Peripatus aber ausserhalb derselben liegt. Der Pericardialraum des Peripatus entspricht ebenso wenig wie derjenige der Arthropoden dem Pericardium der Molluscen bezw. dem Cölom der Anneliden. Nur seine ventrale Wand (das Pericardialseptum Fig. 443 *B* und Fig. 444 *ps*) wird von der somatischen Wand des Ursegmentes gebildet, ebenso wie dies auch bei den Insecten der Fall ist. Diese Wand lässt durch Abspaltung von Zellen das Herz entstehen (Peripatus) und das ist die einzige Uebereinstimmung, welche in dieser Beziehung mit den Anneliden und Molluscen gefunden werden kann, indem auch in dieser Abtheilung das Herz direct von der Wand der Ursegmente abgespalten wird. Bekanntlich steht bei Peripatus wie bei den Arthropoden das Rückengefäss in directer Communication mit der (definitiven) Leibeshöhle und ist daraus auch die Uebereinstimmung in der Entwicklung dieser Organsysteme in beiden Abtheilungen zu erklären.

In den beiden vordersten Segmenten (dem Kopf- und Kiefersegment) ist die Umbildung der Ursegmente gewissen Modificationen unterworfen, wie sie durch die besondere Gestaltung dieser Abschnitte bedingt sind.

Im Kiefersegment ist die mediale Parthie des Ursegmentes nur wenig ausgedehnt und verschmilzt mit der in dieses Segment hineinragenden medialen Parthie des nachfolgenden Segmentes. Die verschiedenen Räume der definitiven Leibeshöhle kommen hier weniger deutlich zur Ausbildung. Die laterale Parthie, welche die Kieferanlagen ausfüllt, erfährt eine bedeutende Verdickung ihrer Wand und giebt damit zur Bildung der starken Kiefermuskulatur Veranlassung.

Das Ursegmentpaar des Kopfabschnittes ist anfangs sehr umfangreich und erfüllt den grössten Theil desselben. Mit der Vergrösserung des Ventralorganes und des Gehirnes wird es jedoch mehr und mehr gegen die Dorsalseite zu gedrängt und verliert dabei an Umfang. Aehnlich wie dies bei den Füsschen ebenfalls geschieht, lagert sich auch hier ein Theil in die Antennen (Fig. 438 *A*, *us*), so dass diese anfangs hohl erscheinen, bis später die Höhlung wieder rückgebildet wird. Von der Wand des ersten Ursegmentes werden Zellen zur Bildung der Schlundmuskulatur abgegeben. Nach Sedgwick erfährt auch das erste Ursegment wie die übrigen eine Theilung in einen medialen und lateralen Abschnitt, über deren Bedeutung weiter unten (pag. 713) noch gesprochen werden muss.

E. Die Muskulatur.

Schon in frühen Stadien, wenn noch keinerlei Differenzirung der Ursegmente erfolgt war, lösten sich von ihnen Zellen los und legten sich dem Ectoderm an. Aus diesen Zellen und anderen, welche ihnen während der weiteren Ausbildung des Mesoderms nachfolgen, entstehen dicht unter dem Ectoderm die Ringmuskelfasern, welche anfangs nur spärlich vorhanden sind, in späteren Stadien aber sich immer dichter anlagern (Sedgwick). Die

Längsmuskeln treten später auf als die Ringsmuskeln, und ihre Fasern erscheinen in der Zellenschicht, welche jene nach innen zu bedeckt. Sie sind nach Sedgwick in verschiedenen Complexen, einem ventralen, zwei ventrolateralen, zwei lateralen und zwei dorsalen vertheilt, welche den Längsmuskelbündeln des ausgebildeten Thieres entsprechen.

Die Muskulatur des Darmes und der inneren Organe überhaupt stammt von den Wanderzellen her, welche sich von den Ursegmenten ablösten und jenen Organen anlegten.

F. Die Nephridien.

Aus dem lateralen Theil der Ursegmente, welcher sich grösstentheils in die Basis der Extremitäten einlagert, geht das Nephridium in der Weise hervor, dass die Ursegmente einen gegen die Ventralseite gerichteten zipfelförmigen Ausläufer treiben, der sich verlängert und an der Basis des Füsschens mit dem Ectoderm verschmilzt (Fig. 443 *A*), wodurch das Nephridium seine äussere Oeffnung gewinnt (Sedgwick). Damit ist das Nephridium im Wesentlichen bereits fertig (Fig. 443), denn sein Trichter öffnet sich nicht, wie man bisher mit Balfour und Gaffron annahm, in die (definitive) Leibeshöhle, sondern er bleibt nach Sedgwick's wichtiger Beobachtung zeitlebens gegen diese geschlossen, indem der Kanal des Nephridiums in eine blinde Erweiterung, das Endsäckchen, ausgeht (Fig. 444 *es*).

Man muss also annehmen, dass der Trichter sich in das Endsäckchen öffnet, wie der Trichter der Nephridien bei den Anneliden in die (secundäre) Leibeshöhle. Das Endsäckchen entspricht also dem Cölom, eine Auffassung, welche durch die Entstehungsweise der Nephridien bestätigt wird. Somit ist hier ein Theil des Cöloms in directe Beziehung zur Niere getreten. Es ergeben sich hierdurch Verhältnisse, wie wir sie in sehr übereinstimmender Weise bei den Nephridien der Crustaceen (pag. 378) angetroffen haben und auch weiterhin bei den Molluscen mit gewissen Modificationen wiederfinden werden.

Die oben geschilderte einfache Bildung der Nephridien gilt im Besonderen für diejenigen der Segmente des 1. bis 3. Beinpaares (von P. capensis). Die der folgenden Beinpaare unterscheiden sich von ihnen dadurch, dass der Kanal sich in den späteren Stadien stärker windet und sich gegen das äussere Ende hin zu einer Blase ausweitet (Sedgwick, Fig. 444, *sb*), ähnlich der Harnblase bei den Nephridien (Antennendrüsen) der Malacostraken.

Abgesehen von den noch zu besprechenden Umwandlungen, welche die Nephridien bei der Bildung der Speicheldrüsen und Genitalorgane erfahren, sind noch die des Kopf- und Kiefersegmentes zu erwähnen. In letzterem sind die Nephridien zurückgebildet; nur Spuren hat man davon zu finden geglaubt (v. Kennel), im Kopfsegment hingegen sollen die beiden Segmenthöhlen (in frühen Stadien) noch durch Canäle nach aussen münden (Sheldon No. 12, Theil II). v. Kennel und Sedgwick beschreiben ziemlich übereinstimmend einen (canalartigen) Ausläufer der Kopfhöhlen, welcher an der Aussenseite der Ectodermverdickung (Anlage des Nervensystems) herabsteigt und unmittelbar vor den Kiefern mit dem Ectoderm verschmilzt (Sedgwick), ja nach L. Sheldon's Beobachtung sich sogar dort nach aussen öffnen soll. Man hat diesen Canal für homolog dem Canal der Nephridien

erklärt. Nach Sedgwick gehört er demgemäss der lateralen Abtheilung des ersten Ursegmentes an. Wir vermögen aus den gegebenen Darstellungen nicht mit Sicherheit zu erkennen, wie sich diese laterale Abtheilung zu der cölomatischen Höhlung der Antennen verhält. Daher vermeiden wir es, auf eine Besprechung der Lagebeziehungen des ausmündenden Canals zu denjenigen der übrigen Nephridien einzugehen und heben nur hervor, dass eine auffällige Lageveränderung des Nephridiums gegen die Extremität stattgefunden haben müsste, wenn wir es in jenem Canal wirklich mit dem Nephridialcanal des sog. Kopfsegmentes zu thun haben, und wenn unsere frühere Vermuthung, dass die Antennen des Peripatus umgewandelte Extremitäten sind, die richtige wäre (vgl. pag. 696). Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass eine noch genauere Kenntniss dieser Verhältnisse von grosser Wichtigkeit wäre.

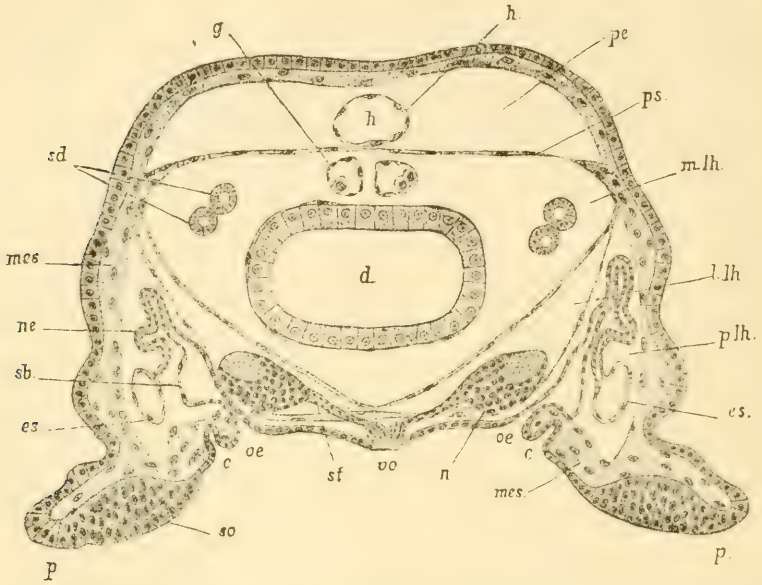


Fig. 444. Querschnitt durch die hintere Körperregion eines älteren Embryos von P. capensis (in etwas schematischer Darstellung nach Sedgwick).

c Anlage der Cruraldrüsen, *d* Darm, *es* Endsäckchen der Nephridien, *g* Genitaldrüsen (dorsomedialer Theil der Ursegmente), *h* Herz, *l.lh* lateraler, *m.lh* medialer, *p.lh* pedaler Theil der definitiven Leibeshöhle, *mes* Mesodermgewebe, *n* Bauchnervenstrang, *ne* Nephridialcanal, *oe* Oeffnung der Nephridien nach aussen, *p* Füsse, *pe* Pericardialraum, *ps* Pericardialseptum, *sb* Sammelblase (Harnblase) der Nephridien, *sd* Schleimdrüse, *so* Sohle des Fusses (Verdickung des Ectoderms), *st* verbindender Strang zwischen Nervenstrang (*n*) und Ventralorgan (*vo*).

G. Die Speicheldrüsen.

Nach den in dieser Beziehung übereinstimmenden Angaben von Kennel und Sedgwick kann man nicht zweifeln, dass die durch einen kurzen gemeinsamen Gang in die Mundhöhle mündende paarige Drüse aus den Nephridien des Segmentes der Oralpapillen hervorgeht. Dieselben werden in derselben Weise wie die übrigen Nephridien angelegt. Sie entstehen nach Abschnürung der dorso-medialen Parthie aus der

lateralen Abtheilung der Ursegmente, welche eine Oeffnung nach aussen gewinnen (Fig. 434 *no* und 435 *sp*, pag. 694). Die weitere Ausbildung ist nur insofern eine andere, als sich der Canal an der Stelle, wo er in das Endsäckchen übergeht, in die Länge zu strecken beginnt (Fig. 445 *A*), so dass jenseits des Endsäckchens ein langer blindendigender Schlauch zu Stande kommt (Fig. 445 *B*, *k*). Daraus entsteht dann der Haupttheil der Speicheldrüse, an welcher aber zeitlebens der dem Endsäckchen entsprechende blasenförmige Theil der Anlage (*s*) erhalten bleibt (v. Kennel, Sedgwick). Seine Verbindung mit dem Drüsenrohr zieht sich zu einem kurzen Canal aus (Fig. 445 *B*), welcher dorsal in dasselbe einmündet (Sedgwick).

Die beiden äusseren Oeffnungen der Nephridien (Fig. 435 *sp*) werden durch die gegen den Mund vorrückende Falte mit in die Mundhöhle hineingedrängt. Hier kommen sie in eine querverlaufende Rinne zu liegen, welche bei der weiteren Ausbildung der Mundhöhle immer tiefer, dabei aber auch von den Seiten her eingeengt und in Folge dessen kürzer wird. So entsteht aus der Rinne ein kurzer Canal mit spaltförmigen Lumen, in welches sich die beiden Nephridialcanäle (Speicheldrüsen) öffnen. Dies ist der gemeinsame, in die Mundhöhle mündende Ausführungsgang der Speicheldrüsen (v. Kennel).

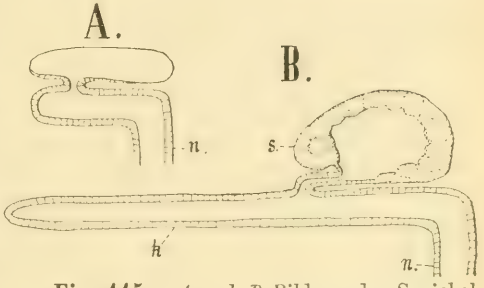


Fig. 445. *A* und *B* Bildung der Speicheldrüsen von P. capensis (nach Sedgwick). *k* Canal der Drüse, *n* Nephridialcanal, *s* Endsäckchen, welches in *A* dünnwandiger als in *B* erscheint.

H. Die Analdrüsen.

Die sog. Analdrüsen, ein Paar von Drüsenschläuchen, welche bei dem Männchen von P. edwardsii ventral zu beiden Seiten des Afters, bei P. capensis mit einem kurzen gemeinsamen Ausführungsgang an der Geschlechtsöffnung ausmünden und offenbar in Beziehung zu den Geschlechtsverrichtungen treten, geben sich durch ihre Entwicklung als modificirte Nephridien zu erkennen (v. Kennel). Sie entstehen bei P. edwardsii aus den Ursegmenten des letzten (fusslosen) Abschnittes, welches ventral den After trägt. Die Analdrüsen kommen bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise zur Anlage, wachsen aber nur beim Männchen zu ihrer späteren Schlauchform aus, während sie beim Weibchen rückgebildet werden.

Bei P. capensis mündet an der männlichen Geschlechtsöffnung ein Drüsenpaar aus, welches wahrscheinlich den Analdrüsen der amerikanischen Arten homolog ist. Da aber aus den Nephridien des Segmentes, welches die Genitalöffnung trägt, die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates hervorgehen (vgl. weiter unten, pag. 717), so müssen diese Drüsen einen anderen Ursprung haben. Wir möchten es für wahrscheinlich halten, dass sie aus einem der beiden Paare von Ursegmenten hervorgehen, welche Sedgwick bei P. capensis hinter den Ursegmenten der Analpapillen noch findet. Bei dieser Form ist die Geschlechtsöffnung ganz in die Nähe des Afters

gerückt und liegt vor diesem an dem die Analpapillen tragenden Abschnitt. Bei P. edwardsii hingegen findet sich die Genitalöffnung um zwei Segmente weiter nach vorn, sie liegt am vorletzten beintragenden Segment. Da nun nach Sedgwick bei P. capensis hinter dem letzten ausgebildeten Ursegment (dem der Geschlechtsausführungsgänge) noch zwei rudimentär bleibende Segmente auftreten, so könnte man annehmen, dass diese dem letzten beintragenden und dem sog. Analsegment der amerikanischen Arten entsprächen. Letztere würden also zwei wohl ausgebildete Segmente (das Genitalsegment und das folgende) aufweisen, wo bei den afrikanischen und neuseeländischen Arten eine Rückbildung eingetreten wäre, welche veranlasste, dass die Genital- und Afteröffnung scheinbar an ein und dasselbe Segment zu liegen kamen. So würde dann auch die Annäherung eines der letzten Nephridienpaare (der Analdrüsen) an das drittletzte Paar (Geschlechtsausführungsgänge) zu erklären sein. Diese Vermuthung scheint durch die neuerdings durch L. Sheldon (Nr. 13) bekannt gewordene Thatsache bestätigt zu werden, dass bei dem neuseeländischen Peripatus am sog. Analsegment zwei schleifenförmig gebogene Drüsenschläuche vorhanden sind, von denen jeder für sich seitlich am Körper und lateral von den Nervenstämmen ausmündet, also da, wo sonst die Mündungen der Nephridien liegen. Diese beiden Drüsen sind den Analdrüsen gleichzusetzen (Sedgwick, Sheldon), und richtiger als accessorische Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates zu bezeichnen, und sind ihrer Lage nach wohl sicher als modificirte Nephridien anzusehen. Erwähnt soll hier noch werden, dass die amerikanischen Arten, welche demnach in Bezug auf die Segmentirung des Hinterendes ein ursprünglicheres Verhalten zeigen, in ihrer Fortpflanzungsweise gerade abgeleitete Verhältnisse erkennen lassen. Die vom Endabschnitt nach vorn verschobene Lage des Afters dürfte allerdings in allen Fällen als secundär zu betrachten sein.

I. Die Genitalorgane.

Während in den vorderen 15 Segmenten des Embryos von P. capensis die durch Trennung der Ursegmente entstandene dorso-mediale Parthie derselben bei Bildung der definitiven Leibeshöhle aufgebraucht wird, bleibt dieselbe in den folgenden Segmenten erhalten. Nach ihrer Ablösung von den lateralen Theilen rücken die medialen Parthien gegen die dorsale Mittellinie hin. Die lateralen Theile der Ursegmente werden nun auch in diesen Segmenten (16—20) in der gewöhnlichen Weise zu den Nephridien umgewandelt, dagegen sieht man die medialen Parthien bei gleichzeitiger Abnahme ihres Umfanges sich in Form kleiner dreikantiger Säcke zwischen Darmwand und Pericardium anlagern (Fig. 444 *g*). Sie sind es, welche nach Sedgwick's Beobachtung die Geschlechtsdrüsen liefern. In ihnen treten schon sehr früh Zellen auf, welche sich durch ihren Umfang und ihre grösseren Kerne vor den übrigen auszeichnen, die Genitalzellen. Wir möchten (in Uebereinstimmung mit Kennel) annehmen, dass dieselben in der Wand der Ursegmente selbst oder in der noch nicht in Ursegmente zerfällten Mesodermmasse entstehen, ähnlich wie wir dies für die Insecten zu schildern haben werden (pag. 837), obwohl Sedgwick von einem entodermalen Ursprung der Genitalzellen spricht.

Durch Verschmelzung der medialen Parthien der Ursegmente in den aufeinander folgenden Körpersegmenten und Durchbrechung ihrer Wände werden zwei Schläuche gebildet, welche in die mediane Abtheilung der Leibeshöhle zu liegen kommen. Bisher war die Anlage in beiden Geschlechtern die gleiche, nun aber macht sich eine histologische Differenz insofern geltend, als beim Männchen eine raschere Vermehrung der Genital-

zellen eintritt, wodurch diese kleiner werden, während die weiblichen Keimzellen einen grösseren Umfang bewahren. Hierzu tritt aber auch eine anatomische Verschiedenheit, indem die Genitalanlagen des Weibchens an ihrem Vorderende verschmelzen, die des Männchens jedoch getrennt bleiben, entsprechend der Gestaltung des Genitalapparates beim ausgebildeten Thier.

Es ist anzunehmen, dass die medialen Parthien jener hinteren Ursegmente die Geschlechtsdrüsen liefern, die Ausführungsgänge dagegen von den lateralen Parthien desjenigen Segmentes herstammen, welches die Geschlechtsöffnung trägt (bei P. capensis das Segment der Analpapillen, bei den amerikanischen Arten das drittletzte Segment[1]). Eine wirkliche Trennung in eine laterale und eine dorsomediale Abtheilung wie bei den anderen Ursegmenten erfolgt übrigens im Genitalsegment nicht; dasselbe dehnt sich zwar ebenfalls dorsal aus, aber dieser erweiterte dorsale Theil bleibt mit dem ventralen (lateralen) verbunden. Nachdem dieses Ursegment so wie die Anlage der Nephridien eine Oeffnung nach aussen gewonnen hat, verschmilzt sein dorsaler Theil mit dem Hinterende je einer der beiden schlauchförmigen Genitaldrüsen, womit die Anlage der Genitalorgane im Wesentlichen vollendet ist. Die beiden äusseren Oeffnungen rücken gegen die Mittellinie hin, so dass sie neben einander zu liegen kommen. Eine hier stattfindende Einsenkung des Ectoderms liefert sodann den unpaaren Endabschnitt (Ductus ejaculatorius, Vagina) des Genitalapparates.

Aus der Entwicklung der Genitalorgane geht hervor, dass die Höhlung der Geschlechtsdrüsen der secundären Leibeshöhle (dem Cölom) homolog ist. Ihre zellige Auskleidung entspricht somit dem Peritonealepithel der Anneliden; wie von diesem lösen sich auch von ihm die Genitalproducte los, um in die secundäre Leibeshöhle, d. h. die Höhlung der Geschlechtsdrüsen, zu fallen und von hier durch die Nephridien nach aussen geführt zu werden. Dass die Geschlechtsausführungsgänge von Peripatus den Nephridien homolog sind, kann nicht bezweifelt werden. Dies geht nicht nur aus ihrer Entwicklungsweise hervor, sondern wird auch dadurch bestätigt, dass (nach Gaffron) bei den amerikanischen Arten im drittletzten (dem vorletzten beintragenden) Segment, welches die Genitalöffnung trägt, die Nephridien fehlen, während sie an den vorhergehenden und dem folgenden Segment in regelmässiger Ausbildung gefunden werden.

Die Umbildung der Nephridien zu Geschlechtsausführungsgängen, wie sie bei Peripatus gefunden wird, ist dadurch von besonderem Interesse, dass die umgewandelten Nephridien mit den Geschlechtsdrüsen eine continuirliche Verbindung eingehen, und dass dadurch eine ähnliche morphologische Beschaffenheit des ganzen Genitalapparates hervorgebracht wird, wie wir sie von anderen Arthropoden kennen, dass also der wahre Charakter der Ausführungsgänge (als Nephridien) nicht mehr ohne Weiteres hervortritt, sondern mit Sicherheit erst aus ihrem Entwicklungsmodus zu entnehmen ist.

K. Abweichende Darstellung über die Entstehung der mesodermalen Gebilde.

v. Kennel's Darstellung von der Umbildung der Ursegmente weicht in einigen wesentlichen Punkten von der Auffassung der englischen Autoren ab. Da diese Punkte aber von principieller Wichtigkeit sind, so müssen wir ihnen eine gesonderte Betrachtung widmen.

[1]) Bezüglich der Auffassung dieser Segmente vergleiche man das bei Betrachtung der Analdrüsen Gesagte (pag. 715).

Nach Kennel's Darstellung kommt zu der einen Zellwucherung, welche in Form einer Falte von unten her vordringend die Segmenthöhle in zwei Räume theilt (Fig. 442 *B*, pag. 709), noch eine zweite mehr peripher gelegene Falte hinzu (Fig. 446 *A*), wodurch die Höhle in drei vorläufig noch mit einander communicirende Räume getrennt wird (Fig. 446 *A*, *I*, *II* und *III*). Davon schnürt sich, so wie es auch schon früher dargestellt wurde, die dorso-mediale Parthie (*III*) ab und sie sowohl, wie auch der grösste Theil der hauptsächlich in den Füsschen gelegenen lateralen Parthie (*I*) wird durch Abgabe von Elementen zur Bildung der Muskeln und des Bindegewebes aufgebraucht. So entsteht die Begrenzung der Räume des Pseudocöls, welches letztere im Ganzen auf die schon früher geschilderte Weise durch Abheben der primären Keimblätter von einander und Bildung von Spalträumen in dem massig wuchernden Mesodermgewebe entsteht, wozu naturgemäss auch die bei Auflösung der Ursegmente übrig bleibenden Höhlungen derselben hinzukommen. Erhalten bleibt in der Continuität der epithelialen Elemente nur der mittlere ventrale Theil (*II*) des Ursegmentes. Er liefert allein den Trichter der Nephridien (Fig. 446 *A*—*C*, *II*), welcher nach dieser Darstellung wie auch nach der bisher giltigen Auffassung (Balfour, Gaffron) gegen die (definitive) Leibeshöhle geöffnet wäre. Mit diesem Trichter von mesodermalem Ursprung verbindet sich eine ventrale, von der Basis der Füsschen ausgehende und schlauchförmig auswachsende Einstülpung des Ectoderms (Fig. 446 *A*—*C*, *nc*).

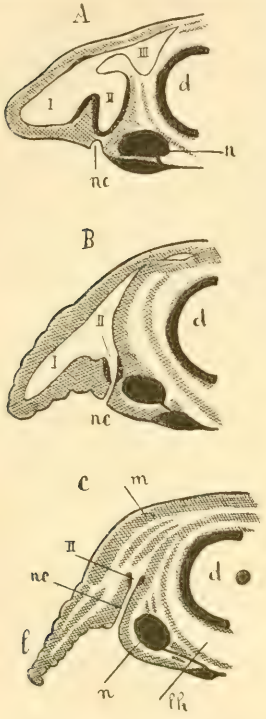


Fig. 446. *A*—*C* Theile von Querschnitten durch Embryonen verschiedener Stadien von P. edwardsii (schematisch nach v. Kennel, aus Lang's Lehrbuch der Vergleich. Anatomie).

d Darm, *l* Fuss, *lh* Leibeshöhle, *m* Mesodermgewebe, *n* Bauchnervenstrang, *nc* Nephridialcanal, *I*, *II* u. *III* die drei Räume der Ursegmenthöhle, wovon *II* die Anlage des Trichters darstellt.

Während Sedgwick also das ganze Nephridium vom Mesoderm herleitet, führt v. Kennel den Ursprung desselben und zwar des bei Weitem grössten Theiles auf das Ectoderm zurück. Wenn wir vorher der Darstellung des erstgenannten Autors folgten, so geschah dies aus dem Grunde, weil es nach den früheren, sowie neuen Untersuchungen von Bergh für die Anneliden im höchsten Grade wahrscheinlich geworden ist, dass die Nephridien derselben nur vom Mesoderm gebildet werden.[1])

Durch die Herleitung des Nephridiencanales vom Ectoderm muss auch v. Kennel's Auffassung von der Bildungsweise der Genitalorgane beeinflusst werden, da auch er deren Ausführungsgänge als umgewandelte Nephridien erkannte. Dieselben sind demnach nicht nur in ihrem unpaaren Endtheil, sondern in der Totalität ihrer Ausführungsgänge ectodermaler Natur; nur ein kurzes Stück, welches die ectodermalen Uteri und Vasa deferentia mit den Geschlechtsdrüsen verbindet, wird von dem mesodermalen Nephridialtrichter geliefert (Fig. 447 *A*—*C*, *ml*). Daraus gehen beim Weibchen die Anhangsgebilde des Uterus hervor. Ein Blick auf die

[1]) R. S. Bergh: Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden, Theil I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890. — Vgl. auch pag. 197 dieses Lehrbuches.

Fig. 447 *A—C* macht diese Auffassung deutlich. Das Weibchen des neuseeländischen Peripatus besitzt ein paariges Receptaculum seminis und das der amerikanischen Arten ausserdem ein paariges Receptaculum ovorum, welches zwischen jenem und dem Ovarium, dicht an letzterem in den Uterus einmündet. Dem Weibchen des P. capensis fehlen diese Anhangsgebilde.

Das paarige Receptaculum seminis entsteht dadurch, dass jeder der beiden Uteri hinter dem Ovarium eine scharfe Biegung macht, so dass sich an einer Stelle der aufsteigende und der absteigende Schenkel einander nähern. Bei gleichzeitiger starker Ausweitung der gebogenen Parthie tritt an jener Stelle eine Verschmelzung und Durchbrechung der Uteruswand ein, so dass der vor und hinter der Biegung gelegene Uterusabschnitt in directe Communication gesetzt werden, von dieser Stelle aus aber zwei Canäle in den ausgeweiteten und dadurch blasenförmig gewordenen Theil des Uterus, das Receptaculum seminis, führen (Gaffron, v. Kennel).

Das Receptaculum ovorum entsteht zwischen Receptaculum seminis und Ovarium als bruchsackartige Ausstülpung des Uterus- (resp. Eileiters). Wenn diese eine gewisse Grösse erreicht hat, soll an ihrem Gipfel das Epithel platzen (v. Kennel), wodurch der sog. Ovarialtrichter Gaffron's entsteht, der aber nicht, wie dieser Autor vermuthet, gegen die Leibeshöhle offen ist, sondern vielmehr von der bindegewebigen Ueberkleidung des Uterus überdeckt bleibt (v. Kennel).

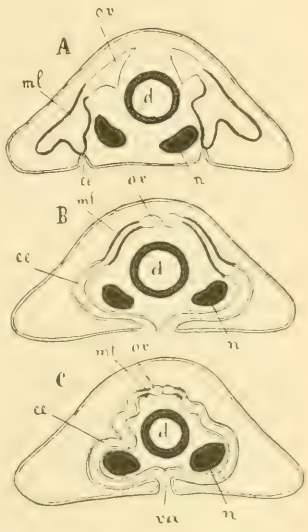


Fig. 447. *A—C* Schemata von Querschnitten durch das Genitalsegement weiblicher Embryonen von P. edwardsii in verschiedenen Altersstadien (nach v. Kennel, aus Lang's Lehrb. der Vergl. Anat.).

d Darm, *ee* Nephridialcanal (durch Einstülpung des Ectoderms entstehend), *ml* mesodermaler Theil (Trichter) der Nephridien, *n* Bauchnervenstrang, *ov* Ovarien (dorsomedialer Theil des Ursegmentes), *va* Vagina (unpaare Ectodermeinstülpung).

Diese Verhältnisse scheinen uns einer erneuten Prüfung bedürftig. Vorläufig erscheint die von Sedgwick geäusserte Vermuthung beachtenswerth, wonach das Receptaculum ovorum dem Endsäckchen der Nephridien des Genitalsegmentes entspricht. —

In Bezug auf die Bildung der Geschlechtsdrüsen stimmt v. Kennel mit Sedgwick insofern überein, als auch er dieselben von der dorsomedialen Parthie der Ursegmente herleitet, doch lässt er, wenn wir ihn recht verstehen, dabei nur die dorsale Parthie der beiden Ursegmente des Genitalsegmentes betheiligt sein, die in ähnlicher Weise, wie dies auch Sedgwick schildert, mit den lateralen Parthien vereinigt bleiben (Fig. 447 *A—C*), nur dass sie eben allein die Geschlechtsdrüsen entstehen liessen.

4. Allgemeines.

Der Besitz von Tracheen und segmental angeordneten Nephridien bringt den Peripatus in Beziehung zu den Arthropoden auf der einen und den Anneliden auf der anderen Seite. Zu diesen beiden Hauptcharakteren kommt noch eine ganze Anzahl anderer Merkmale hinzu, welche er mit jenen beiden Abtheilungen gemein hat. Auch die Entwicklungsgeschichte lässt solche gemeinsame Züge erkennen.

Obwohl die Eier einiger Peripatusarten wenig Dotter besitzen oder dessen sogar fast ganz entbehren, ist es doch höchst wahrscheinlich, dass dieselben auf dotterreiche Eier zurückzuführen sind, wie sie der neuseeländische Peripatus aufweist. Diese machen eine superficielle Furchung durch und bedecken sich mit einem Blastoderm, verhalten sich also wie Arthropodeneier. Der lange spaltförmige Blastoporus, der bei seinem Schluss Mund und Afteröffnung übrig lässt, findet sein Homologon bei den Insecten. Mit letzteren, bezw. mit den bei den Crustaceen obwaltenden Verhältnissen, lässt sich auch die Bildungsweise der Keimblätter vergleichen, obwohl hier durch die vom Rand des Blastoporus ausgehenden und von hinten nach vorn vorrückenden Mesodermstreifen, sowie durch deren Gliederung zugleich eine grosse Uebereinstimmung mit den Anneliden gegeben ist. Ganz dasselbe gilt für die (übrigens hierdurch bedingte) Gestaltung des Keimstreifens. Schon Balfour wies auf die grosse Aehnlichkeit des Keimstreifens mit demjenigen von Myriopoden und Arachniden (z. B. Geophilus, Scorpio, Agalena) hin, die sich in der Gestaltung der Extremitätenanlagen, besonders aber der Scheitellappen ausspricht. Andrerseits wird die Bildung eines derartigen Keimstreifens auch schon bei den Anneliden eingeleitet (Oligochaeten, Hirudineen).

Die starke Ausbildung des Gehirns und der Besitz der Extremitäten bedingt wiederum ein bedeutend stärkeres Hinneigen auf die Seite der Arthropoden. Dies drückt sich weiterhin in der Vereinigung mehrerer Segmente zum Kopf und in der Umbildung ihrer Segmentanhänge (Extremitäten) zu Mundwerkzeugen aus. Wohl spricht man auch bei den Anneliden von einer Hinzuziehung eines oder mehrerer Rumpfsegmente zum Kopf, aber niemals erfahren diese Segmente eine so tiefgreifende Umwandlung, wie dies bei den Arthropoden und auch bei Peripatus der Fall ist. Bei einer derartigen Uebereinstimmung liegt die Frage nach der Homologie der Kopfsegmente des Peripatus und der Arthropoden nahe, doch erheben sich hier insofern Schwierigkeiten, als die Zahl der in die Bildung des Kopfes einbezogenen Segmente bei den einzelnen Abtheilungen differirt, und auch das Verhältniss der Segmente zu einander ein verschiedenes ist. Letzteres spricht sich in der Zusammensetzung des Gehirns aus. Bei Peripatus werden die Ganglien des Kiefersegmentes in die Bildung des Gehirns einbezogen, was bei den Myriopoden und Insecten nicht der Fall ist. Die Kiefer des Peripatus können somit nicht den Mandibeln der Insecten homologisirt werden, wohl aber erinnern die Verhältnisse des Peripatus an diejenigen der Crustaceen, bei denen die Ganglien der II. Antenne zum Gehirn hinzugezogen werden. Die II. Antennen der Crustaceen sind demnach eher den Kiefern des Peripatus zu vergleichen. Dann erhebt sich aber die Frage, ob bei den Insecten ein Segment zum Ausfall gekommen ist. Auf diese Frage kann erst weiter unten genauer eingegangen werden (vgl. pag. 906). Unsere Auffassung des antennen-

tragenden Segmentes und dessen Beziehung zu dem der Crustaceen, bezw. den luftathmenden Arthropoden einerseits und dem Kopfabschnitt der Anneliden andererseits wurde bereits früher dargelegt (pag. 696) und es muss hier auf diese Ausführungen verwiesen werden. Hervorzuheben ist aber, dass Peripatus auch durch die Umwandlung vorderer Gliedmaassen zu Mundwerkzeugen sich den Arthropoden nähert und sich von den Anneliden entfernt, deren Kiefer blosse Cuticularbildungen des Vorderdarmes sind.

Es ist zweifellos, dass Peripatus durch die Ausbildung der mit Krallen bewaffneten Extremitäten sich weit über die Anneliden erhebt, dagegen fehlt den Extremitäten die für die Arthropoden charakterische Gliederung; auch erscheint die seitliche Stellung der Füsse als ein ursprünglicher, mehr zu den Anneliden hinneigender Charakter, welcher dem Thier in Verbindung mit der homonomen Segmentirung des Körpers ein mehr wurmähnliches Aussehen verleiht. Ferner finden sich gerade in dieser Beziehung weitere Anknüpfungspunkte, indem man die Cruraldrüsen wohl mit Recht auf die Drüsensäcke (Borstendrüsen) der Annelidenparapodien zurückgeführt hat (Balfour). Die Cruraldrüsen werden auch noch bei den höheren Tracheaten wiedergefunden, obwohl bei ihnen wohl auch verschiedentlich umgewandelte Nephridien (Coxaldrüsen) als Homologa der Cruraldrüsen des Peripatus aufgefasst worden sind. — Das für Peripatus so charakteristische Eintreten der Ursegmente in die Anlagen der Extremitäten finden wir, wenn auch nicht in so starkem Maasse, bei den Myriopoden, den niederen Insecten und Arachniden wieder.

Beim ersten Auftreten der Mesodermstreifen und ihrem Zerfall in die Ursegmente gewinnt der Embryo durch die weite Ausdehnung der letzteren eine grosse Uebereinstimmung mit den bei den Anneliden obwaltenden Verhältnissen, obwohl dabei nicht zu vergessen ist, dass gerade bei denjenigen Arten diese Aehnlichkeit am grössten ist, bei welchen der Dotter am meisten zurücktritt, und bei denen wir in Folge dessen abgeleitete Verhältnisse annehmen müssten (afrikanische und amerikanische Arten). In Bezug auf die weitere Ausbildung der mesodermalen Theile bekundet sich Peripatus im Ganzen mehr als Arthropode, wenn wir dabei die Musculatur und die segmentale Wiederholung der Nephridien ausnehmen. Was die erstere betrifft, so entbehrt sie der Querstreifung (nur die Kiefermuskeln sollen quergestreift sein) und bildet einen Hautmuskelschlauch. Eine Ringsmuskelschicht, mehrere Lagen von Diagonalmuskeln und Längsmuskeln, die sich allerdings zu symmetrisch vertheilten Bändern anordnen, setzen den letzteren zusammen. Dies sind Verhältnisse, wie sie viel eher den Anneliden zukommen, als den Arthropoden, bei denen sich der Hautmuskelschlauch in einzelne Muskelgruppen von bestimmter Vertheilung auflöst. Die Leibeshöhle hingegen zeigt sowohl in Bezug auf ihre Entstehung (als Pseudocöl), wie auf ihre definitive Ausbildung ganz den Arthropodencharakter. Dasselbe gilt für das Rückengefäss, welches durch Ostien mit dem Pericardialraum und dadurch mit dem Pseudocöl in Verbindung steht, denn der Pericardialraum ist wie bei den Arthropoden ein Theil des Pseudocöls und zeigt eine ganz ähnliche Bildungsweise wie derjenige der Arthropoden im Allgemeinen. — Die Ausbildung der Leibeshöhle und ihre Scheidung in verschiedene Räume, welche beim Embryo des Peripatus auftritt, ist in Vergleich zu setzen mit den Verhältnissen, welche wir in der Entwicklung der Myriopoden und Insecten finden, und kann somit als ein wichtiges Moment der Uebereinstimmung zwischen Peripatus und diesen Formen, bezw. den Arthropoden überhaupt angesehen werden.

Die Nephridien schienen den Peripatus in ganz besonders starkem Masse mit den Anneliden zu verbinden, so lange man annehmen musste, dass sie sich wie bei diesen durch einen weiten Trichter in die Leibeshöhle öffneten (Balfour, Gaffron). Seit man weiss, dass sie gegen die definitive Leibeshöhle durch eine Blase abgeschlossen sind (Sedgwick), bietet zwar ihre segmentweise Wiederholung noch immer einen wichtigen Vergleichspunkt mit den Anneliden, aber es ist damit doch eine grössere Hinneigung zu den Arthropoden gegeben, indem die Nephridien (Antennen- und Schalendrüsen) der Crustaceen die gleichen Gestaltungsverhältnisse zeigen. Bei dieser Gleichartigkeit im Bau ist es wahrscheinlich, dass die Nephridien des Peripatus eine Wimperung nicht mehr besitzen[1]); wenn sich jedoch die Angaben über das Vorhandensein eines Wimperepithels in den zu Geschlechtsausführungsgängen[2]) umgewandelten Nephridien bewahrheiten sollte, so würde diese Thatsache einen weiteren Annelidencharakter des Peripatus darstellen.

Wie bei den Anneliden werden bei Peripatus Nephridien zu Ausführungsgängen der Genitalorgane verwendet. Wie dort entstehen die Geschlechtsprodukte an der Wand der (hier allerdings stark eingeschränkten) secundären Leibeshöhle und werden aus dieser durch die Trichter der Nephridien aufgenommen. Doch kommt hier ein wichtiger Umstand hinzu, welcher den Peripatus wiederum mehr den Arthropoden zu nähern scheint. Die Leitungsorgane verbinden sich mit den Geschlechtsdrüsen zu einem Ganzen, ein Verhalten, welches allerdings auch schon bei verschiedenen Abtheilungen der Anneliden auftritt.

Als ein Charakter, welcher sich nicht mit der Organisation der Arthropoden vereinigen lässt, dagegen sehr wohl mit derjenigen der Anneliden zusammenstimmt, ist der Bau der Augen des Peripatus, sowie auch deren Bildungsweise, zu erwähnen. Sie zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit den Augen, wie sie unter den Anneliden die Alciopiden besitzen. Bei einer Vergleichung des Peripatus mit den Myriopoden fällt fernerhin der Mangel von Malpighi'schen Gefässen oder irgend einer Andeutung derselben auf.

Ein zusammenfassendes Urtheil über die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen des Peripatus muss dahin lauten, dass er sowohl Anneliden- wie Arthropoden-Charaktere in sich vereinigt, dass aber die letzteren überwiegen, wie er auch in seinem Habitus (nicht nur in Bezug auf seine äussere Gestaltung, sondern auch betreffs seiner inneren Beschaffenheit) weit mehr als Arthropode erscheint. Phylogenetisch würde Peripatus sehr wohl als Zwischenglied einer Reihe zu denken sein, welche bei den Anneliden beginnt und mit den Insecten endet, obwohl damit natürlich nicht gesagt werden soll, dass Peripatus wirklich als Stammvater der Myriopoden und Insecten anzusehen sei.

Ontogenetisch bemerkenswerth ist noch das späte Auftreten der Tracheen, über deren Entstehungsweise auch an den ältesten Embryonen bisher keine Beobachtungen gemacht werden konnten und deren Deutung durch die Unkenntniss ihres Bildungsmodus wesentlich erschwert wird. Man geht wohl nicht fehl, wenn man sie auf Ectodermeinstülpungen zurückführt, und es lag

---

[1]) Sichere Angaben über das Vorhandensein oder Fehlen von Wimpern in den Nephridien des Peripatus vermögen wir in der Litteratur nicht aufzufinden.

[2]) Gaffron beschreibt und bildet ein dicht mit Wimpern bedecktes Epithel ab, welches die Vasa deferentia auskleidet.

daher nahe, sie (phylogenetisch) von modificirten Hautdrüsen oder besser von respirirenden Theilen der Körperbedeckung herzuleiten. Ob man aus dieser Lücke in den Beobachtungen wirklich auf ein sehr spätes Auftreten der Tracheen schliessen darf, oder ob es sich nur um ein Uebersehen derselben handelt, scheint nicht recht sicher, jedoch ist man geneigt, an ersteres zu glauben, und das späte Auftreten in der Ontogenie mit der späten phylogenetischen Erwerbung der Tracheen zu erklären (vgl. hierzu pag. 757 u. 899). Die unregelmässige Vertheilung der Tracheen erscheint gegenüber der regelmässigen Anordnung derselben bei den höheren Tracheaten als ein niederer Zustand des Tracheensystems und bestätigt somit die Auffassung, dass dieses eine Neuerwerbung darstellt, welche sich bei Peripatus gewissermassen noch in ihrem Anfangsstadium befindet.

Litteratur.

1. **Balfour, F. M.** *The anatomy and development of P. capensis. Quart. Journ. Microscop. Science. Vol. 23. 1883.*
2. **Gaffron, E.** *Beiträge zur Anatomie und Histologie des Peripatus. I. und II. Theil. A. Schneider's Zool. Beiträge. 1. Bd. Breslau 1885.*
3. **Hutton, F. W.** *On P. novaezealandiae. Ann. Mag. Nat. Hist. 4. ser. Vol. 18. 1876.*
4. **Kennel, J. von.** *Entwicklungsgeschichte von P. edwardsii und P. torquatus. I. und II. Theil. Arb. des zool. Inst. Univ. Würzburg. 7. und 8. Bd. 1885 u. 1886.*
5. **Kennel, J. von.** *Ueber die frühesten Entwicklungsstadien der südamerikanischen Peripatusarten. Sitz. Ber. Naturf. Gesellsch. Dorpat. 8. Bd. 1888.*
6. **Moseley, H. N.** *On the structure and development of P. capensis. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 164. 1874.*
7. **Moseley, H. N.** *Remarks on observations by Capt. Hutton on P. novaezealandiae etc. Ann. Mag. Nat. Hist. 4. ser. Vol. 19. 1877.*
8. **Saint Remy, G.** *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates. Arch. Zool. exp. gén. 2. sér. T. 5. Suppl. 1887—90.*
9. **Sclater, W. L.** *On the early stages of the development of a South American Species of Peripatus. Quart. Journ. Microscopical Science. Vol. 28. 1888.*
10. **Sedgwick, A.** *The development of the Cape Species of Peripatus. Part I—IV. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25—28. 1885—88.*
11. **Sedgwick, A.** *A Monograph of the Species and Distribution of the Genus Peripatus. Ebenda. Vol. 28. 1888.*
12. **Sheldon, L.** *On the development of P. novaezealandiae. Part I and II. Ebenda. Vol. 28 and 29. 1888—89.*
13. **Sheldon, L.** *Notes on the anatomy of P. capensis and P. novaezealandiae. Ebenda. Vol. 28. 1888.*
14. **Sheldon, L.** *The maturation of the ovum in the Cape and New Zealand Species of Peripatus. Ebenda. Vol. 30. 1890.*

XXII. Capitel.

MYRIOPODEN.

Systematik: I. **Chilopoden**, mit abgeplattetem Körper, zwei Paar Maxillen und einem Kieferfusspaar, mit einem Paar Extremitäten an jedem Körperringe; Geschlechtsöffnung am vorletzten Segment.

Geophilus, Lithobius, Scolopendra, Scutigera.

II. **Symphylen**, kleine zarte Formen mit nur 12 Segmenten, zu denen je ein Zwischensegment hinzukommt; mit 12 Beinpaaren, die den Hauptsegmenten ansitzen; mit einem Paar Unterkiefer; ohne Kieferfüsse. Am Hinterende zwei griffelförmige Fortsätze (Cerci).

Scolopendrella.

III. **Pauropoden**, kleine zarte Formen mit wenig Körpersegmenten, deren jedes ein Beinpaar trägt, mit einem Paar Unterkiefer, ohne Kieferfüsse; durch den Besitz dreier langen Geisseln an den Antennen charakterisirt.

Pauropus.

IV. **Diplopoden (Chilognathen)** mit gewölbtem Körper; mit einem Paar Maxillen (Gnathochilarium) und ohne Kieferfüsse; vom fünften Segment an Doppelsegmente mit zwei Beinpaaren. Geschlechtsöffnung zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar.

Polyxenus, Glomeris, Polydesmus, Strongylosoma, Julus.

Ablage und Beschaffenheit der Eier. Die Eier der Myriopoden werden zumeist in grösserer Anzahl vereinigt in Nester abgelegt, welche gewöhnlich aus Erde vom Weibchen gebaut und längere Zeit, oft bis zum Ausschlüpfen der Jungen, von diesem bewacht werden. Die Nester finden sich an der Erde, unter Steinen, Baumrinden u. s. f. Die Eier können im Nest durch eine zähe Masse zu grösseren Klumpen vereinigt sein (Julus). Die Polyxeniden umgeben die Eierhaufen mit einer

dichten Hülle, welche sie aus ihren eigenen ausgefallenen Haaren bilden. Glomeris legt die Eier einzeln und in grösseren Zwischenräumen ab; jedes Ei wird vom Weibchen mit einer besonderen, durch Drüsensekret befeuchteten Erdkapsel umgeben.[1])

Von Scolopendriden ist angegeben worden, dass unter ihnen vivipare Formen vorkommen, doch wurde andererseits bei Scolopendriden auch die Ablage der Eier beobachtet. Man fand, dass das Weibchen dann die Eier behütet, indem es sich schraubenförmig um dieselben aufrollt.[1])

Die gewöhnlich kugelrunden, seltener ovalen Eier sind sehr dotterreich. Umgeben werden sie von einer Dotterhaut und einer ebenfalls structurlosen, aber festeren äusseren Hülle, dem Chorion, welche allem Anschein nach vom Follikel geliefert worden ist.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die Furchung des Myriopodeneies wird vielfach als eine totale angesehen, doch verdient sie diese Bezeichnung in noch geringerem Maasse, als z. B. die Eier der Spinnen. Das Ei lässt allerdings äusserlich eine anfangs geringere, später zunehmende Anzahl von Segmenten erkennen, welche ihm das Ansehen eines Zerfalles in mehr oder weniger scharf abgegrenzte Blastodermen verleihen, aber diese Erscheinung ist nicht der Ausdruck einer totalen Furchung im eigentlichen Sinne, sondern tritt erst einige Zeit nach der im Innern des Eies verlaufenden Theilung des Furchungskernes und seiner Descendenten auf.

Es scheint, als ob nicht bei allen Myriopoden eine Zerklüftung der äusseren Oberfläche des Eies aufträte; so hebt Heathcote für den von ihm studirten Julus (terrestris Leach) ausdrücklich hervor, dass eine äussere Dottersegmentirung bei dieser Form nicht wahrgenommen werden konnte, obwohl Metschnikoff bei einer anderen Julus-Art (J. moreletti Lucas) die Segmentirung der Eioberfläche genau beschreibt und abbildet. Vielleicht verhindert ein grösserer Dotterreichthum der Eier bei anderen Arten die äussere Zerklüftung.

Der Furchungskern liegt umgeben von einer Protoplasmamasse im Centrum des Eies. Er theilt sich hier zunächst in zwei Kerne, die sich bald auf eine grössere Anzahl vermehren, so dass dann im Innern des Eis viele Kerne liegen, von denen jeder mit einem Plasmahof umgeben ist (Fig. 448 *A*). Erst nachdem sich dieser Vorgang vollzogen hat, treten die Abgrenzungen einzelner Territorien auf (Fig. 448 *B*), wodurch die oben erwähnte Furchungserscheinung hervorgebracht wird. Man darf wohl annehmen, dass einzelne der centralen Kerne schon vorher etwas gegen die Peripherie hin gerückt waren und dass die Zerklüftung des Eis eine Folge hiervon ist. Jedenfalls sind die Dotterpyramiden, welche durch die Furchen begrenzt werden, mit Kernen versehen, obwohl diese sich bisher nicht sicher nachweisen liessen. Sograff nimmt an, dass die zu den Pyramiden gehörigen Kerne am Gipfel derselben liegen, also von

[1]) Eingehendere Angaben über Zeit und Modus der Eiablage bei den Diplopoden finden sich ausser in den älteren Arbeiten von Newport und Fabre besonders in den Mittheilungen von O. vom Rath (No. 16 und 17). Desgleichen macht auch Latzel (No. 10) bei Besprechung der einzelnen Arten Angaben über die Eiablage und Brutpflege verschiedener Myriopoden.

den centralen Kernen nicht wesentlich entfernt sind. Eine völlige Abgrenzung der Dotterpyramiden gegen einander findet nicht statt, sondern in der Mitte des Eies, wo die centralen Kerne liegen, stehen sie im Zusammenhang (Fig. 448 *B*).

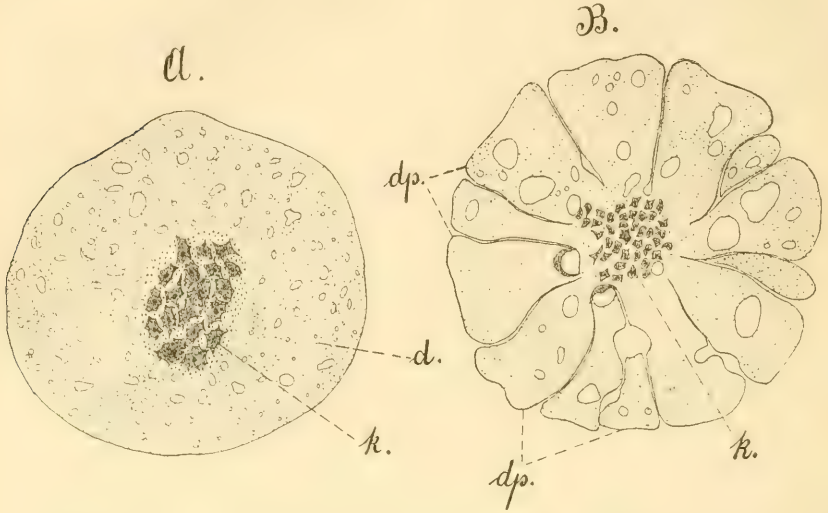


Fig. 448. *A* und *B* Schnitte durch zwei frühe Entwicklungsstadien verschiedenen Alters von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung (nach Sograff). *d* Dotter, *dp* Dotterpyramiden, *k* Kerne mit umgebenden Plasmahof.

In den Eiern, an welchen die Dotterzerklüftung eingetreten ist, findet sodann eine Wanderung der centralen Kerne wirklich statt. Dieselben

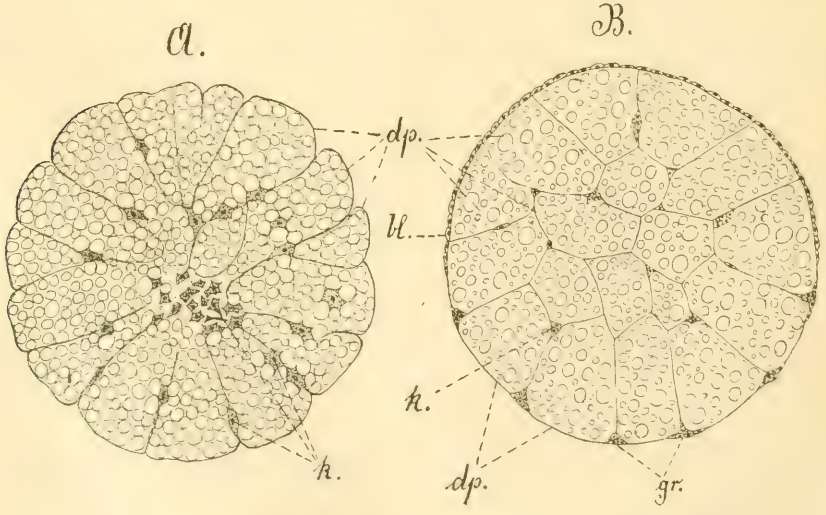


Fig. 449. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung (nach Sograff).
bl Blastoderm, *dp* Dotterpyramiden, *gr* Gruppen von Blastodermzellen an der späteren Dorsalseite, *k* Kerne mit umgebendem Plasmahof.

dringen in die Dotterpyramiden, deren Zahl sich vermehrt hat, ein und begeben sich an die Peripherie des Eies (Fig. 449). Nach Sograff's Abbildungen zu urtheilen, scheint die Wanderung hauptsächlich an den Grenzen der Dotterpyramiden stattzufinden (Fig. 449 *A*). An der Oberfläche des Eies erscheinen die Kerne zunächst nicht regelmässig vertheilt, sondern in Gruppen angeordnet (Metschnikoff, Sograff, Heathcote), bis sie schliesslich eine continuirliche Lage von Zellen, das Blastoderm, bilden. Dasselbe erreicht seine Ausbildung zuerst an der Ventralseite (Fig. 449 *B*), wo sich die Zellen rascher theilen und in Folge dessen kleiner erscheinen, und setzt sich von hier gegen die Dorsalseite fort, woselbst die Zellen bis dahin nur gruppenweise vertheilt angetroffen wurden (Fig. 449 *B*, *gr*). Die Dotterpyramiden scheinen während der Blastodermbildung und noch länger erhalten zu bleiben.

Nach den in dieser Beziehung ziemlich übereinstimmenden Angaben der Autoren muss man annehmen, dass bei der Bildung des Blastoderms ein grosser Theil der Kerne im Innern des Eies, bezw. in den Dotterpyramiden zurückbleibt. Dieses Zellmaterial repräsentirt grösstentheils das Entoderm, jedoch soll es auch an der Bildung des Mesoderms theilnehmen (Sograff, Heathcote). Das letztere entsteht zum Theil durch eine Zellenwucherung, welche am Blastoderm entsprechend der ventralen Mittellinie des Embryos stattfindet. So kommt in der ventralen Mittellinie eine nach innen kielförmig vorragende Verdickung des Blastoderms zu Stande (Fig. 450), an deren Bildung sich aber auch Zellen betheiligen sollen, welche aus dem Innern des Eies in die Höhe stiegen und sich der Zellverdickung anlegten (Heathcote, Sograff). Die anfangs unpaare Blastodermverdickung trennt sich später in zwei seitliche Bänder, welche sodann in Segmente zerfallen und Höhlungen erhalten, also durchaus den Charakter der Mesodermstreifen zeigen.

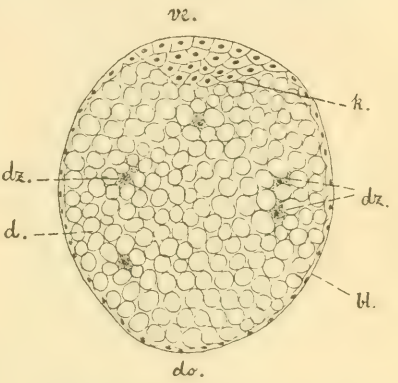


Fig. 450. Schnitt durch einen Embryo von Julus terrestris vom sechsten Tage der Entwicklung in etwas schematisirter Darstellung (nach Heathcote).

bl Blastoderm, *d* Dotter, *do* Dorsalseite, *dz* Dotterzellen, *k* die kielförmige Zellenanhäufung an der Ventralseite (*ve*).

Da in der ventralen Mittellinie schon bald eine Längsfurche auftritt, so möchten wir die Verhältnisse der Keimblätterbildung bei den Myriopoden in entsprechender Weise auffassen, wie bei Peripatus, d. h. wir sind geneigt, jene Furche für den Ausdruck der Gastrulation zu halten, zumal an ihrem Vorder- und Hinterende Mund und After auftreten. Freilich widerspricht dieser Auffassung die Angabe der Autoren von der Entstehung des Entoderms aus den im Dotter zurückgebliebenen Zellen, doch sind ähnliche Angaben auch früher für die Insecten gemacht worden, ohne dass sie sich bewahrheiteten, und die Entwicklungsgeschichte der Myriopoden ist noch nicht in erschöpfender Weise durchgearbeitet, so dass man über die Beziehung jener Längsfurche zur Bildung der Keimblätter bisher nichts Bestimmtes weiss.

Die Furchung und Keimblätterbildung der Myriopoden ist von Metschnikoff bei verschiedenen Diplopoden (Strongylosoma, Polydesmus, Polyxenus und Julus No. 11), sowie an einem Chilopoden (Geophilus No. 12), von Sograff ebenfalls bei der letzteren Form (No. 19 und 20) und von Heathcote bei Julus untersucht worden (No. 7). Metschnikoff's Arbeiten sind schon älteren Datums und ohne Zuhilfenahme der Schnittmethode vorgenommen. Sograff's Abhandlung ist uns infolge ihres russischen Textes zum Theil unverständlich geblieben, und die Darstellung von Heathcote ist wenig befriedigend. Ausserdem existirt eine Abhandlung von Stecker über die ersten Entwicklungsvorgänge der Myriopoden (No. 21). Ihre Ergebnisse stimmen absolut nicht mit dem überein, was man sonst von der Myriopodenentwicklung kennt, worauf schon von Balfour hingewiesen wurde. So soll bei dem Mangel des Dotters eine Art Blastula und eine Invaginationsgastrula mit weitem Archenteron gebildet

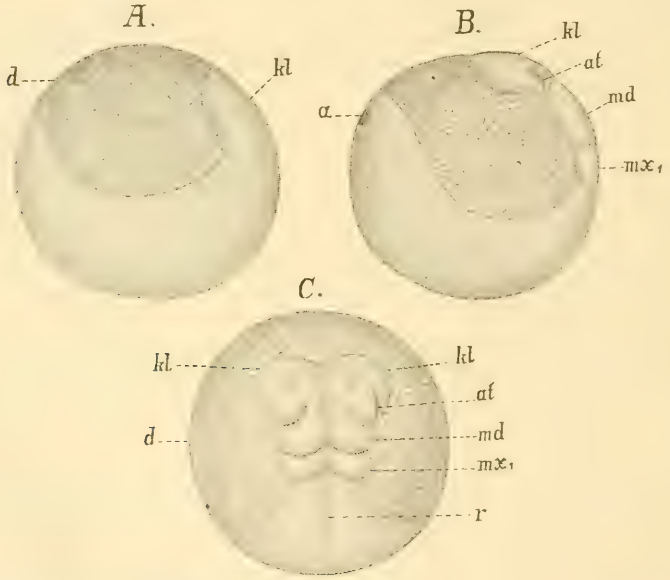


Fig. 451. *A—C* Drei frühe Entwicklungsstadien von Geophilus ferrugineus in oberflächlicher Ansicht, um die Anlage des Keimstreifens zu zeigen (nach Sograff).

A und *B* zeigen die Anlage des Keimstreifens in der Seitenansicht, *C* den vorderen Theil desselben in der ventralen Ansicht.

a After, *at* Antenne, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *md* Mandibelsegment, mx_1 Segment des ersten Unterkieferpaares, *r* mediane Längsrinne.

werden! Es ist die Vermuthung ausgesprochen worden (von Sograff, No. 19), dass Stecker Schneckeneier mit Myriopodeneiern verwechselte, was aber im Hinblick auf die bestimmten Angaben Stecker's über die untersuchten Arten und die späteren Stadien kaum möglich erscheint. Jedenfalls berechtigt uns aber die auch von anderen Autoren (Metschnikoff, Heathcote) unternommene Untersuchung von Angehörigen derselben Gattungen, welche zu ganz anderen Resultaten führten, Stecker's Ergebnisse als nicht der wirklichen Sachlage entsprechend anzusehen. Sie finden daher hier weiter keine Berücksichtigung.

2. Die Ausbildung der äusseren Körpergestalt.

A. Chilopoden.

Wie schon früher erwähnt, findet die völlige Ausbildung des Blastoderms zuerst an der ventralen Seite des Eies statt, um sich erst etwas später nach der dorsalen Seite auszubreiten (Fig. 449 *B*). An der aus kleineren Zellen bestehenden ventralen Hälfte macht sich die Anlage

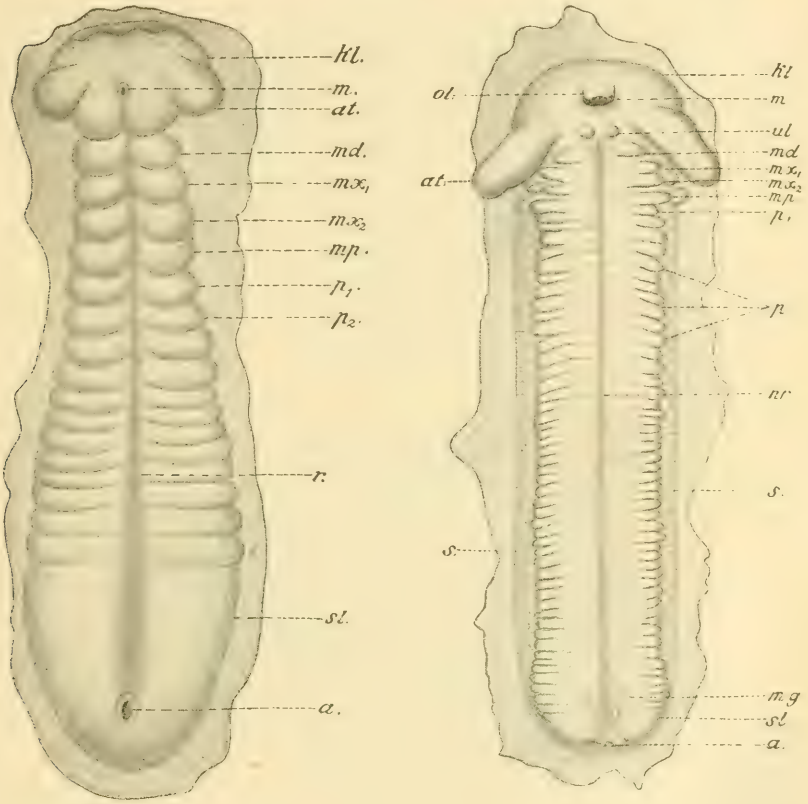


Fig. 452 u. 453. Zwei Keimstreifen verschiedenen Alters von Geophilus ferrugineus in der Ebene ausgebreitet (nach Sograff).

a After, *at* Antenne, *kl* Kopflappen, *m* Mund, *md* Mandibel, *m.g* Malpighi'sche Gefässe, *mp* Kieferfüsse (bezw. Segment der Kieferfüsse), mx_1, mx_2 erstes und zweites Unterkieferpaar (bezw. Unterkiefersegmente), *nr* Neuralrinne, *ol* Oberlippe, *p* Beinpaare, p_1, p_2 Segmente der beiden ersten Beinpaare, *r* ventrale Längsrinne, *s* die seitlichen Parthien des Keimstreifens, welche schon eine Segmentirung zeigen, *sl* Schwanzlappen von grösserem und geringerem Umfange, entsprechend dem verschiedenen Alter der beiden Keimstreifen, *ul* paarige Anlage der Unterlippe.

des Keimstreifens bemerkbar, indem zunächst der Kopflappen des Embryos hervortritt (Fig. 451 *A*, *kl*). Nach hinten zu erkennt man noch keine weitere Differenzirung, da die Anlage des Keimstreifens dort ohne Abgrenzung in das Blastoderm übergeht, welches sich noch nicht völlig über das Ei ausgebreitet hat. Am hinteren Theil dieses ersten erkennbaren Abschnittes des Keimstreifens erscheint bereits früh die Anlage

der Antennen (Fig. 451 *B* und *C*, *at*). Das darauf folgende Segment gehört jedenfalls den Mandibeln an, und sodann folgen die Segmente der beiden Maxillenpaare und die Kieferfüsse (Fig. 452 *md—mp*). Die Anlage der Beinpaare wie der Gliedmaassen und Segmente überhaupt erfolgt in der Reihenfolge von vorn nach hinten, wie man aus den Figuren 451 *C*, 452 und 453 deutlich erkennen kann.

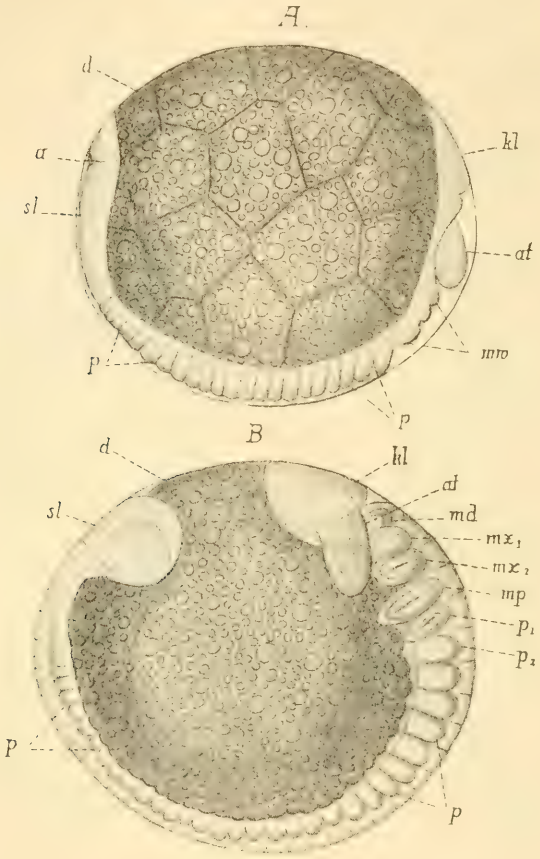


Fig. 454. *A* und *B* zwei Geophilusembryonen in der Seitenansicht. Der Keimstreif umgiebt einen grossen Theil des Dotters und zeigt noch die dorsale Krümmung. Die beiden seitlichen Aussackungen, welche der Embryo im Stadium der Fig. *B* zeigen soll, sind der grösseren Deutlichkeit wegen fortgelassen (nach Metschnikoff).

a After, *at* Antenne, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *md* Mandibel, mx_1, mx_2 erstes und zweites Unterkieferpaar, *mp* Kieferfusspaar, *mw* Mundwerkzeuge, *p* (p_1, p_2) Beinpaare, *sl* Schwanzlappen.

Sehr früh wird nach Sograff bei Geophilus der After gebildet (Fig. 451 *B*, *a*). Der Mund dagegen soll erst später auftreten. Er macht sich als Einstülpung zwischen den Kopflappen bemerkbar, wenn fünf Segmente deutlich zur Sonderung gelangt sind.

Man vermag aus den gegebenen Darstellungen nicht recht zu erkennen, ob die Mundeinstülpung vor den Antennen gelegen ist, doch scheint dies aus der Abbildung eines Geophilusembryos (Fig. 453) ganz sicher hervorzugehen, während es aus anderen (z. B. der in unserer Fig. 452 wiedergegebenen Abbildung) nicht zu erkennen ist. In dieser Figur, welche ein jüngeres Stadium als die andere darstellt, liegen die Antennen vielmehr vor dem Munde, doch weist ein anderer bei der Organbildung noch zu besprechender Umstand darauf hin, dass hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei Peripatus und die Antennen vielleicht wie dort den Charakter eines postoralen Extremitätenpaares besitzen. Die Verschiedenheit in der Lage der Antennen, wie sie bei jenen beiden Embryonen zu erkennen ist, lässt sich durch eine zeitliche und räumliche Verschiebung im Auftreten erklären, wie sie auch sonst gelegentlich bei der Anlage der Embryonaltheile beobachtet wird.

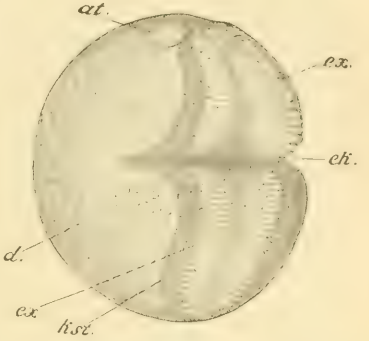


Fig. 455. Embryo von Geophilus ferrugineus im Stadium der beginnenden Einknickung des Keimstreifens. Ansicht schräg von der Ventralseite (nach Sograff).

at Antenne, *d* Dotter, *ek* die Einknickungsstelle, *ex* Extremitäten, *kst* Keimstreifen.

Auf jener Abbildung eines Geophilusembryos (Fig. 453) erkennt man hinter der Mundöffnung zwei ziemlich ansehnliche Höcker (*ul*), welche wie ein Paar Extremitätenanlagen erscheinen, aber noch vor den Mandibeln gelegen sind. Sograff bezeichnet diese Gebilde als Unterlippe, doch ist nicht ersichtlich, ob er die Höcker wirklich als Gliedmaassen auffasst, und auf welche Theile des ausgebildeten Thieres er sie bezieht. Die uns von den Chilopoden bekannten Mundwerkzeuge folgen erst weiter hinten, wie schon oben gezeigt wurde (Fig. 451—453). Aehnliche Bildungen, welche auch bei den Insecten auftreten, fasst man nicht als Extremitäten, sondern als eine Art Unterlippe auf (pag. 792).

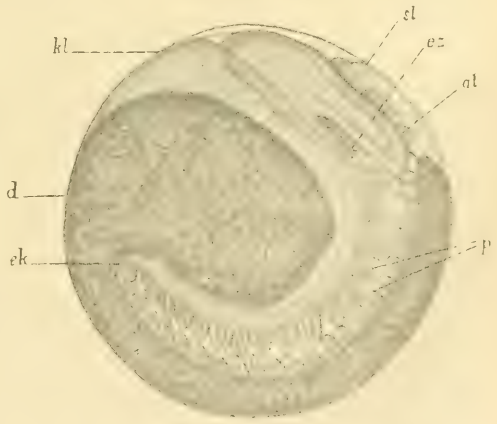


Fig. 456. Geophilusembryo nach der ventralen Einknickung. Die Ventralseite des vorderen Körpertheils ist gegen die des hinteren Körpertheiles gekehrt und liegt ungefähr parallel mit ihr (nach Metschnikoff).

at Antenne, *d* Dotter, *ek* Einknickungsstelle des Keimstreifens, *ez* Eizahn (am zweiten Unterkiefer), *kl* Kopflappen, *p* Beinpaare, *sl* Schwanzlappen.

In der Mitte des Keimstreifens tritt eine seichte Furche auf (Fig. 451 *C*), welche sich vom After bis zum Mund erstreckt, so dass diese beiden Oeffnungen das Ende der Rinne bezeichnen (Sograff). Dieselbe bleibt nicht lange erhalten, sondern schwindet bald wieder. Ein Vergleich

dieser Rinne mit dem langgestreckten schlitzförmigen Blastoporus des Peripatus bietet sich in Folge der entsprechenden Lage und der Beziehung zu Mund und After ganz von selbst dar (vgl. pag. 727).

Beiderseits von der Mittellinie erscheinen etwas später, als Verdickungen des Ectoderms, die Anlagen der Ganglienkette, welche ebenfalls eine mediane Furche zwischen sich fassen (Fig. 453 *nr*). Diese ist jedoch nicht mit der vorerwähnten Rinne zu verwechseln, welche vor der Bildung jener zweiten Furche bereits wieder verstrichen ist.

Wenn sich am Keimstreifen von Geophilus in einer von vorn nach hinten fortschreitenden Reihenfolge bereits eine grössere Anzahl von Segmenten ausgebildet hat, so erstreckt sich derselbe in dorsaler Krümmung um einen grossen Theil der Dottermasse (Fig. 454 *A*). Das Hinterende rückt in einem etwas späteren Stadium sogar noch weiter nach der Dorsalseite hinauf, so dass es sich dem Kopflappen noch mehr nähert, wie dies aus der Fig. 454 *B* zu erkennen ist. Dann aber tritt eine Aenderung dieses Lagerungsverhältnisses dadurch ein, dass in der Gegend des 20. Segmentes eine quere Furche erscheint, welche sich bald zu einer ansehnlichen Einkerbung vertieft (Fig. 455) und schliesslich dazu führt, dass der Embryo aus der dorsalen in eine ventrale Krümmung übergeht (Fig. 456). Während das ganze Ei dabei zunächst noch seine Form bewahrt, muss sich natürlich das hintere Körperende aus der Nähe der Kopflappen zurückziehen und dementsprechend die vorher stark verkürzte Dorsalfläche wieder eine grössere Ausbreitung erfahren (Fig. 454 *B*, Fig. 455 und 456). Die Ventralfläche der hinteren Körperhälfte liegt jetzt derjenigen der vorderen Körperhälfte gerade gegenüber (Fig. 456), so dass sich die Spitzen der Extremitäten gegenseitig berühren und auch durch diese Aenderung in der Krümmung des Embryos das Schwanzende wieder in die Nähe des Kopfes zu liegen kommt (Fig. 456 *kl* und *sl*).

Bisher unterschied sich der eigentliche Embryo als Keimstreifen von der Dottermasse, auf welcher dieser auflag, wie ein Blick auf die Figuren 451—455 zeigt. Nunmehr umwächst derselbe auch von den Seiten her die Dottermasse, so dass dadurch auch die Dorsalseite des Embryos zur Ausbildung kommt und die Segmentirung daselbst ihren Anfang nimmt (Fig. 457). Gleichzeitig findet eine Längsstreckung der beiden gegeneinander geneigten Körperhälften des Embryos statt, wodurch sich derselbe immer mehr der definitiven Gestaltung nähert, wenn er auch vorläufig noch die ventrale Krümmung, bezw. die Einknickung in der Mitte des Körpers zeigt (Fig. 457).

An der Oberfläche des Embryos war bereits früh eine Cuticula abgeschieden worden. Wenn sich der Embryo ventral einkrümmt, folgt die Cuticula der Einkrümmung nicht, sondern überbrückt dieselbe, steht also vom Körper etwas ab. In späteren Stadien erscheint der Körper, wie auch die vorderen Extremitäten umscheidet von dieser Cuticula. Der reife Embryo ist noch von ihr umhüllt und sie wird erst nach der Sprengung der Eischale (Fig. 457) als erste Larvenhaut abgeworfen. Bei dem von Metschnikoff untersuchten Geophilus findet sich auf der provisorischen Cuticula da, wo sie den zweiten Unterkiefer bedeckt, ein Zahn (Fig. 456 und 457 *cz*), welcher nach Metschikoff als Bohrapparat zum Sprengen der Eihülle verwendet und mit der Cuticula völlig abgeworfen wird. Das ist also eine ganz ähnliche Vorrichtung, wie wir sie in dem Eizahn der Spinnen (pag. 588) kennen lernten. Die provisorische Cuticula entspricht jedenfalls der Hülle, welche bei anderen Myriopoden in noch

früheren Stadien gebildet wird und den Embryo ähnlich der Cuticula blastodermica oder der Deutovum-Membran der Milben umgiebt (vgl. weiter unten pag. 739).

Wenn der Embryo die Eihülle sprengt (Fig. 457), befindet er sich auf einem verhältnissmässig niederen Zustande der Ausbildung. Er zeigt noch immer die ventrale Einkrümmung und ist von der provisorischen Cuticula umgeben. Auf Kosten des nunmehr im Mitteldarm angehäuften Dotters wächst er noch immer in die Länge, und zwar geht dies Längenwachsthum in derselben Weise wie früher durch Bildung neuer Segmente von dem noch undifferenzirten Schwanzlappen aus (vgl. die Figuren 454—457). Von den Körperanhängen zeigen die Antennen jetzt eine deutliche Gliederung (Fig. 457 *at*) und die Mundgliedmaassen nähern sich ihrer definitiven Form, die übrigen Extremitäten aber besitzen noch eine blosse stummelförmige Gestalt. In einem etwas späteren als dem

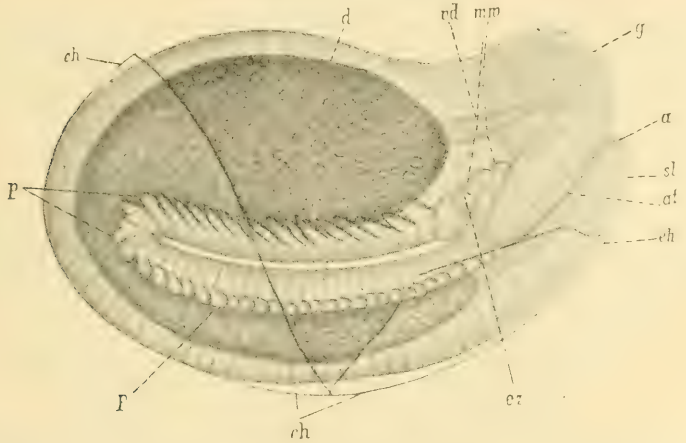


Fig. 457. Geophilusembryo nach dem Zersprengen der Eihülle (*eh*). Die ventrale Krümmung ist noch beibehalten (nach Metschnikoff).

a After, *at* Antenne, *d* Dotter, *eh* Eihaut, *ez* Eizahn am zweiten Unterkiefer, *g* Gehirn, *mw* Mundwerkzeuge, *p* Beine, *sl* Schwanzlappen, *vd* Vorderdarm.

in Fig. 457 dargestellten Stadium, wenn der Embryo die provisorische Cuticula abgeworfen hat, bemerkte Metschnikoff die ersten langsamen Bewegungen, die in Ausstreckungen und Zusammenkrümmungen des Körpers bestanden. Metschnikoff hebt hervor, dass dabei die Extremitäten eher den Bauchcirrhen vieler Anneliden als den schnellbeweglichen Füssen eines Myriopoden glichen.

Soweit wir den Embryo verfolgt haben, besass der Körper eine drehrunde Gestalt, welche er auch noch eine Zeitlang nach dem Ausschlüpfen bewahrt. Er zeigt also insofern jetzt mehr die Gestaltung eines Diplopoden, bis die für die Chilopoden charakteristische dorso-ventrale Abplattung des Körpers erfolgt. Im Stadium des Ausschlüpfens, bezw. des Abwerfens der „Larvenhaut" soll der Geophilus-Embryo bereits sämmtliche Beinpaare besitzen, freilich sind dieselben noch stummelförmig (Fig. 457) und befähigen ihn nicht zu vollkommener Bewegung. Wahrscheinlich macht das junge Thier noch mehrfache Häutungen durch, ehe es die völlige Gestaltung und Grösse des Mutter-

thieres erreicht. Immerhin ist es dem letzteren beim Ausschlüpfen im Ganzen schon sehr ähnlich. Dasselbe ist auch bei den Scolopendriden der Fall, während die Scutigeriden und Lithobiiden mit nur sieben Beinpaaren (ausser den Kieferfüssen) das Ei verlassen. Die noch fehlenden Beinpaare ergänzen sie während der postembryonalen Entwicklung. Da die jungen Thiere aber auch bei diesen Formen mit wenigen Beinpaaren schon im Wesentlichen die Gestaltung des Mutterthieres besitzen, so ist die postembryonale Entwicklung, die sich jedenfalls durch Vermittelung mehrerer Häutungen vollzieht, eine ziemlich einfache. Man hat auf diese Unterschiede in der Entwicklungsweise die Trennung der Chilopoden in Ch. epimorpha (Scolopendriden, Geophiliden) und Ch. anamorpha (Scutigeriden, Lithobiiden) begründet (E. Haase, No. 5).

B. Diplopoden.

Für diejenigen Diplopoden, deren Entwicklung bisher bekannt geworden ist (Polyxenus, Glomeris, Polydesmus, Strongylosoma, Julus), gilt gleichermaassen, dass die Embryonen mit verhältnissmässig wenig Segmenten und nur drei wohlausgebildeten Beinpaaren die Eihülle verlassen (Fig. 463 *B* und 464, pag. 739 und 742). Im Gegensatz zu den mit einer grösseren Zahl von Segmenten ausschlüpfenden Chilopoden, sind die jungen Diplopoden also noch verhältnissmässig weit von der Gestaltung der Eltern entfernt. Man hat diese jungen Thiere als Larven bezeichnet, doch ist hervorzuheben, dass sie in den bereits vorhandenen Theilen des Körpers im Ganzen ebenfalls schon die Organisation der Eltern besitzen.

a. Die erste Anlage des Embryos. Einknickung des Keimstreifens.

Julus. Die Bildung des Keimstreifens und die erste Anlage des Embryos scheint im Ganzen auf ähnliche Weise wie bei Geophilus zu erfolgen, doch erstreckt sich der Keimstreifen nicht um einen so beträchtlichen Theil des Eies, wie dort. Wenn bereits die Kopflappen angelegt sind, zwischen ihnen das Stomodaeum und ziemlich am Ende des Keimstreifens das Proctodaeum aufgetreten ist, wenn sich die postcephalischen Segmente gesondert haben und an ihnen bereits die Gliedmaassen angelegt sind, so tritt zwischen dem sechsten und siebenten Segment eine Querfurche auf, welche sich bald stark vertieft. Es ist dies derselbe Process, welcher bei Geophilus den Uebergang der dorsalen Krümmung in die ventrale zur Folge hat (vgl. Fig. 455). Da bei Julus aber der Keimstreifen gegenüber der Masse des ganzen Eies wenig umfangreich ist, so wird er durch diesen Vorgang in den Dotter versenkt (Fig. 458 *A*). Ventralfläche gegen Ventralfläche gekehrt, liegt der hintere noch nicht differenzirte Theil des Keimstreifens gegen den vorderen eingeknickt, wie die Klinge eines Taschenmessers gegen das Heft (Fig. 458 *A* und *B*).

Bei den Chilopoden möchte man die Einknickung des Keimstreifens darauf zurückführen, dass bei der anfänglichen dorsalen Krümmung des langen, beinahe um das ganze Ei herumreichenden Keimstreifens eine Ausbildung der Dorsalfläche nicht möglich ist und in Folge dessen der Embryo in eine ventrale Krümmung übergeht. Infolge der

Länge des Embryos ist derselbe zu einer gekrümmten Lage im Ei gezwungen. Der Keimstreif der Diplopoden ist jedoch nur kurz, und eine Ausbildung der Rückenfläche könnte sehr wohl auch ohne Eintreten der ventralen Krümmung erfolgen. Trotzdem sehen wir die bei den Chilopoden kennen gelernten Bildungsvorgänge auch bei den Diplopoden auftreten, und wenn dieselben früher die Bedeutung eines zur Bildung des langgestreckten Embryos erforderlichen mechanischen Vorgangs hatten, so dienen sie jetzt vielleicht eher zum Schutz des Embryos. Möglicherweise ist auch in Folge der grösseren Berührungsfläche des Embryos mit dem Dotter die Ernährung desselben verbessert. So wurde die Einknickung also beibehalten, obwohl ihre ursprüngliche Bedeutung eine Aenderung erfuhr. Diese Vorgänge sind von besonderem Interesse wegen des Vergleichs mit der später (pag. 772 ff.) zu besprechenden Versenkung des Keimstreifens der Insecten in den Dotter.

Da die weitere Ausbildung des Embryos bei den verschiedenen Diplopoden, so weit sie bis jetzt bekannt geworden ist, in ziemlich übereinstimmender Weise verläuft, so betrachten wir zunächst die etwas abweichende Anlage des Keimstreifens bei einigen anderen Formen.

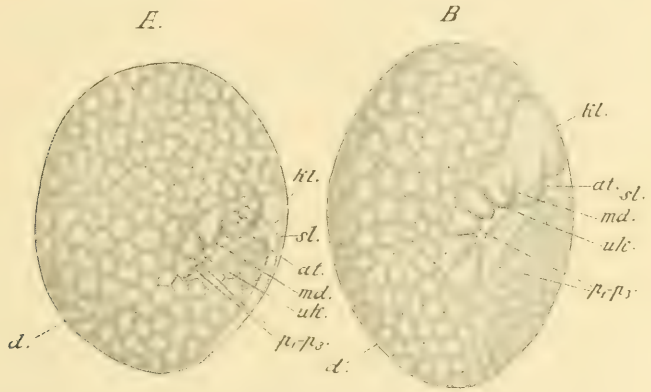


Fig. 458. *A* und *B* zwei Embryonen verschiedenen Alters von Julus Moreletti, um den ventral eingeknickten und in den Dotter versenkten Keimstreifen zu zeigen (nach Metschnikoff).

at Antenne, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *md* Mandibel, p_1—p_3 erstes bis drittes Beinpaar, *sl* Schwanzlappen, *uk* Unterkiefer.

Strongylosoma, Polydesmus, Polyxenus. Während bei Julus die Einknickung des Keimstreifens erst erfolgt, wenn bereits die Antennen, Mundwerkzeuge und drei Beinpaare angelegt sind (Fig. 458 *A*), so zeichnen sich die genannten drei Diplopoden dadurch aus, dass bei ihnen bereits auf einer sehr frühen Stufe die ventrale Einkrümmung vor sich geht, die Veränderung des von uns als ursprünglich betrachteten Zustandes (Chilopoden) also noch weiter vorgeschritten ist, als bei Julus.

Bei den genannten drei Formen, von denen Strongylosoma am genauesten untersucht wurde, zeigte Metschnikoff, dass die erste Andeutung des Keimstreifens ungefähr in der schon früher besprochenen Weise vor sich geht. Dann aber erscheint sehr bald und noch ehe eine Spur von den Anlagen der Gliedmaassen zu sehen ist, eine quere Furche ungefähr in der Mitte des Keimstreifens. Dieselbe vertieft sich in entsprechender Weise, wie dies schon früher für Geophilus und Julus

angegeben wurde (Fig. 459 *A*), und führt auch hier zu der ventralen Einknickung des Keimstreifens (Fig. 459 *B*). Bei Strongylosoma ist die Versenkung des Keimstreifens weniger tief, bei Polyxenus ragt er etwas tiefer in den Dotter hinein. Uebrigens erkennt man aus der Figur 459 *B*, dass nicht der gesammte Keimstreif in den Dotter versenkt wird, sondern der vorderste und hinterste Theil desselben (Kopf- und Schwanzende) an der Oberfläche liegen bleiben. Auch bei Julus scheint Aehnliches schon angedeutet zu sein (Fig. 458).

Ausser der queren Furche beobachtete Metschnikoff auch eine mediane Längsrinne, welche sich weit nach vorn (und wohl auch ebenso nach hinten) über den Keimstreifen erstreckt. Diese Rinne, welche hier eine ziemliche Tiefe erreicht, entspricht jedenfalls der von Sograff bei Geophilus beschriebenen, in frühen Stadien auftretenden Rinne, nur scheint sie bei Strongylosoma weit deutlicher ausgeprägt zu sein, als bei jener Form (vgl. pag. 727).

An dem vorderen eingesenkten Theil des Keimstreifens kommen sehr bald die Antennen und Mundwerkzeuge zur Anlage, woran sich nach

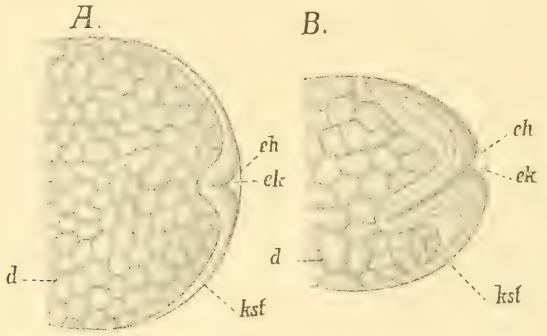


Fig. 459. *A* und *B* Embryonen von Strongylosoma Guerinii (*A*) und Polyxenus lagurus (*B*), um die frühe Einknickung des Keimstreifens zu zeigen, an dem noch keine Extremitäten angelegt sind. Die dorsale Parthie des Dotters ist weggelassen. In *B* erkennt man bereits eine auf die Bildung der Keimblätter zurückzuführende Schichtung des Keimstreifens (nach Metschnikoff).

d Dotter, *eh* Eihaut, *ek* Einknickungsstelle des Keimstreifens (*kst*).

hinten die ersten Beinpaare anschliessen. Dadurch kommt ein ganz ähnlich gestaltetes Stadium zu Stande, wie es bei Julus durch die Einknickung des schon mit Extremitätenanlagen versehenen Keimstreifens erreicht wird (Fig. 458).

b. Die weitere Ausbildung des Embryos.

Der Uebergang der ventral eingekrümmten und grösstentheils in den Dotter versenkten Embryonalanlage zu der definitiven Gestalt wird durch das Zusammenwirken verschiedener Momente bedingt. In Folge eines Vorwachsens des Keimstreifens nach der Rückenfläche, verbunden mit einer gleichzeitigen Ausbreitung nach vorn und hinten, wird der Dotter in den Embryo aufgenommen. Die beiden bisher nahe an einander gelagerten Ventralflächen des vorderen und hinteren Körpertheiles (Fig. 458) entfernen sich jetzt von einander, und der ganze, nunmehr auch an seiner

Rückenfläche zur Ausbildung gelangte Embryo streckt sich etwas in die Länge, so dass dann ein Stadium wie das in der Figur 460 abgebildete zu Stande kommt.

Von Wichtigkeit ist zunächst die Ausbildung der Gliedmaassen. Ueber die Lagebeziehung der Antennen zum Mund ist bisher ebensowenig wie bei den Chilopoden eine sichere Anschauung zu gewinnen. Die Antennen zeichnen sich in ähnlichem Maasse wie bei Geophilus (Fig. 456 und 457) durch eine besonders starke Entwicklung aus (Fig. 460 *at*). Auch die Mandibeln (*md*) sind recht umfangreich. Von besonderer Wichtigkeit ist die Anlage der Maxillen. Nach Metschnikoff's Beobachtung, die durch O. vom Rath bestätigt wird, entstehen sie aus einem einzigen Paar von Extremitätenanlagen, welches auf die Mandibeln folgt (Fig. 458 *uk*). An sie schliessen sich direct die Anlagen der Beinpaare an (p_1—p_3).

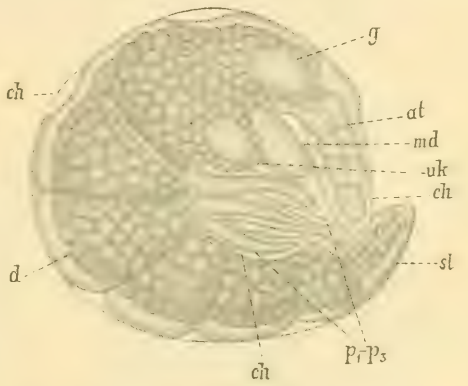


Fig. 460. Embryo von Polydesmus complanatus in späterem Entwicklungsstadium. Die Eihülle wurde entfernt (nach Metschnikoff).

at Antenne, *ch* cuticulare Embryonalhaut, *d* Dotter, *g* Gehirn, *md* Mandibel, p_1—p_3 erstes bis drittes Beinpaar, *sl* Schwanzlappen, *uk* Unterkiefer.

Zur Auffassung der Mundwerkzeuge der Myriopoden. Während die Chilopoden zwei Unterkieferpaare und ein Paar von Kieferfüssen besitzen, kommt den Diplopoden nur ein Paar von Unterkiefern zu, welche sich zu einer Art von Unterlippe, dem Gnathochilarium vereinigt haben (Fig. 464 *gch*, pag. 742). Der Bau des Gnathochilariums scheint darauf hinzuweisen, dass es aus zwei Paaren von Maxillen hervorgegangen ist (Fig. 462 mx_1 und mx_2), und diese Auffassung findet sich auch vielfach vertreten. Sie liegt um so näher, als die Chilopoden zwei Unterkieferpaare besitzen (Fig. 461). Diese beiden Unterkieferpaare würden den ersten Maxillen und der Unterlippe der Insecten homolog zu setzen sein. Obwohl eine solche Annahme ebenso verlockend wie naheliegend ist, wird sie durch die Befunde der Entwicklungsgeschichte bisher nicht gestützt. Danach geht, wie erwähnt, das Gnathochilarium nur aus einem Gliedmaassenpaar hervor (Metschnikoff, No. 11, vom Rath No. 15). Allerdings wäre eine noch bessere Begründung dieser Verhältnisse erwünscht. Doch scheint uns auch aus dem Bau der ausgebildeten Mundwerkzeuge ein Schluss gezogen werden zu können, welcher der oben angedeuteten Auffassung von der Zusammensetzung des Gnathochilariums aus zwei Kieferpaaren direct entgegensteht. Wie das Gnathochilarium der Diplopoden, so setzt sich auch das erste Maxillenpaar der Chilopoden aus mehreren paarigen Stücken zusammen (Fig. 461, *stm* + *me* und *stm* + *mi*) und gewinnt dadurch eine gewisse Uebereinstimmung mit dem ersteren. Man darf also vielleicht schliessen, dass das ganze Gnathochilarium dem ersten Unterkieferpaar der Chilopoden homolog ist. Bei den letzteren Formen wird dann noch ein Extremitätenpaar zur Bildung der Mundwerkzeuge herangezogen und liefert die zweiten Maxillen. Dass eine solche Annahme der Einbeziehung

von Beinpaaren zu Mundtheilen bei den Myriopoden nichts Unstatthaftes an sich hat, zeigt die Umbildung des ersten Beinpaares der Chilopoden zu Kieferfüssen. Die zweiten Maxillen der Chilopoden erscheinen selbst von einem Beinpaar noch nicht wesentlich verschieden (Fig. 461 *pl*), und bei den Diplopoden scheint es nicht ohne Bedeutung, dass das erste Beinpaar dem Kopf sehr nahe gerückt werden kann (Fig. 464 b_1 pag. 742).

Nach der letzteren Auffassung würde sich die Vergleichung der Mundtheile der Myriopoden mit denjenigen der Insecten so gestalten, dass das Gnathochilarium der Diplopoden und die ersten Unterkiefer der Chilopoden nur den ersten Maxillen der Insecten zu homologisiren wären. Die zweiten Maxillen der Chilopoden und das erste Beinpaar der Diplopoden entspräche dagegen der Unterlippe der Insecten (vgl. pag. 906). Die äussere Aehnlichkeit des plattenförmig ausgebildeten Gnathochilariums mit der Unterlippe vieler Insecten würde somit nicht durch eine directe Homologie beider Gebilde, sondern nur durch die Gleichartigkeit ihrer Function zu erklären sein.

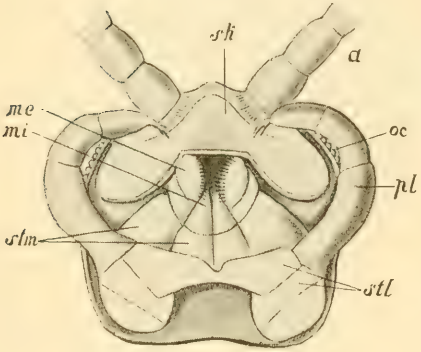


Fig. 461. Der Kopf des Lithobius validus, von unten gesehen (nach Latzel, aus Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie).

a Antenne, *me* äussere, *mi* innere Lade des ersten Unterkieferpaares, *pl* der sog. Taster des zweiten Unterkieferpaares, *oc* Ocellen, *sk* Stirntheil des Kopfschildes, *stl* Stammglieder des zweiten Unterkiefers, dahinter die sog. Angel desselben, *stm* Stammglieder des ersten Unterkiefers.

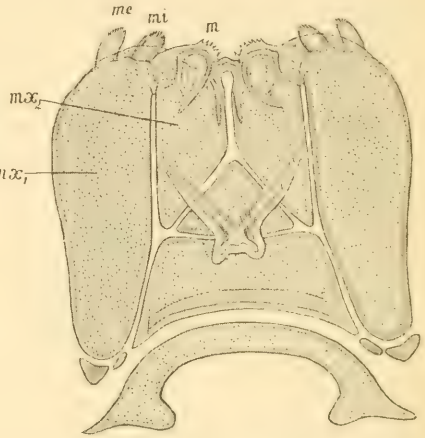


Fig. 462. Das Gnathochilarium von Lysiopetalum carinatum (nach O. vom Rath, aus Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie).

mx_1 Stammglied, welchem die äussere und innere Lade (*me* und *mi*) aufsitzen; mx_2 die sog. Zungenplatte, welche vorn einen bezahnten, ladenähnlichen Aufsatz (*m*) trägt.

mx_1 und mx_2 hat man auch als entsprechend einem ersten und zweiten Maxillenpaar aufgefasst.

Die Mundwerkzeuge werden schon während des Embryonallebens völlig ausgebildet und besitzen demnach bei dem ausschlüpfenden Jungen bereits die definitive Gestaltung (vom Rath, Fig. 464). Von Beinpaaren sind beim Jungen zunächst drei ausgebildet (Fig. 463 *B*). Es scheint, dass dieselben nicht immer drei hinter einander liegenden Segmenten angehören. So muss man aus den Abbildungen der Jungen von Strongylosoma und Polydesmus (Fig. 463 *B* und 464) entnehmen, dass bei diesen Larven das zweite hinter dem Kopf gelegene Segment keine Extremitäten trägt; bei den Larven von Julus ist dasselbe mit dem dritten

Segment der Fall (Newport), was auch dem Verhalten der ausgebildeten Juliden entspricht, denen am dritten Segment die Beine fehlen. Auf das dritte Beinpaar folgen noch die Anlagen mehrerer anderer Extremitätenpaare, deren Zahl aber bei den verschiedenen Formen differirt. Diese Extremitäten erscheinen vor der Hand nur als stummelförmige, unter der Haut verborgene Gebilde und treten erst während der postembryonalen Entwicklung als freie Beinpaare hervor. — Die Zahl der Segmente hat sich nach hinten zu vermehrt, so dass bei der ausschlüpfenden Larve gewöhnlich sieben bis neun Rumpfsegmente vorhanden sind, doch scheint ihre Zahl bei den verschiedenen Formen ebenfalls etwas zu differiren. Die Segmentirung ist nicht nur, wie in früheren Stadien, an der Bauchfläche zu erkennen, sondern hat sich auch gegen den Rücken des Embryos fortgesetzt (Fig. 460). Beim Ausschlüpfen erscheint der ganze Körper der Larve deutlich segmentirt (Fig. 463 *B*). Allerdings kommen in dieser Beziehung auch Abweichungen vor, welche mit der Bildung der Embryonalhaut in Verbindung stehen.

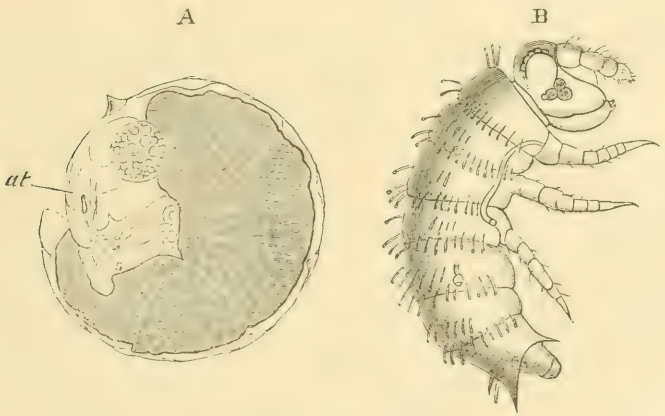


Fig. 463. *A* und *B* zwei Larvenstadien verschiedenen Alters von Strongylosoma Guerinii (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

In A ist die Larve noch von der mit dem Bohrzapfen (Eizahn) versehenen cuticularen Hülle umgeben, in *B* ist sie von derselben befreit und zu freiem Leben gelangt (vgl. pag. 740).

at Antenne, darüber, nach hinten gelegen, ist (in Fig. *A*) der Bohrzapfen zu erkennen; *3*, *4*, *5* die drei Beinpaare des Embryos.

Die Embryonalhaut der Diplopoden (und der Myriopoden überhaupt[1]) ist eine structurlose Membran, welche als Cuticula vom oberflächlichen Epithel des Embryos abgeschieden wird. Bei Julus ist dies bereits der Fall, wenn der Keimstreif noch keinerlei Gliederung zeigt. In Folge dessen umgiebt diese Membran, welche durch ihre Entstehung der Cuticula blastodermica der Crustaceen sehr ähnlich ist, den Embryo sackförmig; sie hebt sich bald etwas von seiner Oberfläche ab. Bei der Einknickung des Keimstreifens bildet sich auch an der Hüllhaut die entsprechende Einfaltung, so dass die Haut also der Ventralfläche ziemlich

[1]) Die Embryonalhaut der Chilopoden zeigt nach den Beobachtungen an Geophilus ganz den gleichen Charakter wie diejenige der Diplopoden (vgl. pag. 732).

dicht anliegen bleibt. Die Cuticula bleibt auch während der weiteren Entwicklung erhalten und umgiebt den Embryo noch als sackförmige Hülle, wenn er die Eischale sprengt. So kommt es, dass der ausschlüpfende Embryo von Julus als ein madenähnliches Thierchen erscheint, wie dies schon Newport beschrieb und abbildete. Der von der Embryonalhülle umgebene Embryo zeigt eine tiefere Entwicklungsstufe, als dieselbe sonst den ausschlüpfenden Embryonen der Diplopoden zukommt. Der Kopf ist nicht deutlich vom Rumpf abgesetzt, und die Segmente erscheinen noch nicht von einander gesondert, was daher kommt, dass der Keimstreif sich noch nicht völlig gegen den Rücken hin ausgebreitet hat. In diesem Stadium ist die Larve noch unbeweglich. Sie kann als Puppe bezeichnet werden. Unter der Puppenhaut soll sich bereits eine zweite cuticulare Hülle vom Körper abheben. Diese zweite Hülle wurde vom Embryo abgeschieden, nachdem die ventrale Einknickung desselben bereits vollzogen war (Heathcote). Da die Extremitäten schon vorher angelegt wurden, muss sie wohl Ausstülpungen aufweisen, welche diesen entsprechen.

Dass am Embryo von Julus zwei cuticulare Hüllen (ausser der späteren Chitinbekleidung des Körpers) gebildet werden, scheint bereits aus Metschnikoff's Darstellung hervorzugehen, ohne dass man daraus über ihre Natur recht klar werden könnte. Die Angaben von Heathcote dürften die von Metschnikoff bestätigen.

Innerhalb der Puppenhaut macht die Larve von Julus noch eine Ruhezeit durch, um schliesslich das Stadium zu erreichen, welches andere Diplopoden schon beim Verlassen des Eies besitzen. Sie sprengt dann die schon früher weit vom Körper abstehende Hülle und erlangt erst damit freie Beweglichkeit.

Während bei Julus die Abscheidung der cuticularen Embryonalhülle besonders früh vor sich geht, erfolgt sie bei anderen Formen erst später, wenn die Gliedmaassen bereits angelegt sind, so dass diese von ihr besonders umscheidet werden (Fig. 460 *ch*). Sie lässt dadurch ihren Charakter als Larvenhaut noch besser erkennen. Bei Strongylosoma tritt an ihr sogar ein besonderes Larvenorgan auf, nämlich ein Chitinzapfen, welcher am Scheitel gelegen ist (Fig. 463 *A*). Nach Metschnikoff's Auffassung dient derselbe zum Sprengen der Eischale und ist also als Eizahn zu bezeichnen, wie das betreffende Gebilde bei Geophilus. Dieses letztere gehört allerdings einem Extremitätenpaar an (Fig. 456 und 457 *cz*), ist also dem unpaaren Eizahn der Diplopoden nicht homolog. Dieser ähnelt vielmehr dem unpaaren Eizahn, welchen wir bei den Phalangiden kennen lernten (pag. 565), in Form und Lage, während der Eizahn der Geophilus bezüglich seiner Stellung eine grössere Aehnlichkeit mit dem von den Spinnen beschriebenen paarigen Gebilde aufweist (pag. 588). Derartige functionell gleichartige Bildungen scheinen bei den Arthropoden demnach in recht verschiedener Lagerung vorzukommen.

Der Eizahn wird jedenfalls mit der Larvencuticula später abgeworfen. Bei dem im Uebrigen sehr ähnlich gestalteten Embryo von Polydesmus fehlt der Bohrzapfen (Fig. 460), jedenfalls weil die Eihaut bei dieser Form weit dünner ist und ein besonderes Organ zum Sprengen derselben unnöthig macht (Metschnikoff). Auch Julus besitzt den Bohrzapfen nicht.

Wie es scheint, verharren auch die Larven von Polydesmus und Strongylosoma noch einige, wenn auch recht kurze Zeit in der cuticularen Hülle (Fig. 460 und 463 *A*) und entbehren somit ebenfalls zunächst noch einer freien Beweglichkeit. Dagegen konnte das Puppenstadium bei Polyxenus nicht aufgefunden werden, und auch Glomeris scheint ein solches nicht durchzumachen (vom Rath).

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie sehr die Cuticularhülle der Myriopodenembryonen an die Cuticula blastodermica der Crustaceen und noch mehr an die Deutovum-Membran der Acarinen erinnert. Die Aehnlichkeit mit der letzteren wird dadurch noch verstärkt, dass Metschnikoff bei Polyxenus ausserhalb des Embryos, also zwischen diesem und der Eihaut (bezw. der Cuticula, falls diese hier vorhanden ist) freie amöboide Zellen, ähnlich den „Hämamöben" der Milben (vgl. Fig. 395, pag. 625) beobachtete. Freilich dürfen wir hierbei gewiss nur an Analogien denken.

c. Die postembryonale Entwicklung.

Stadien der postembryonalen Entwicklung mussten schon bei Betrachtung der Bildung der cuticularen Hülle des Embryos ins Auge gefasst werden, denn der Embryo verlässt in vielen Fällen, von dieser umgeben, das Ei und ist somit schon jetzt als Larve anzusehen (Fig. 463 *A*, pag. 739). Es wurde schon erwähnt, dass die sog. Larven der Diplopoden in ihrer Gestaltung, abgesehen von der geringeren Segmentzahl, nicht sehr verschieden vom ausgebildeten Thier sind. Der Besitz von drei Beinpaaren verleiht ihnen eine auffallende Aehnlichkeit mit Insectenlarven; so hebt vom Rath besonders ihre Aehnlichkeit mit jungen Poduriden hervor. Freilich ist diese Uebereinstimmung keine tiefer begründete, sondern mehr äusserlicher Natur, denn einmal ist die Homologie der Kopfsegmente von Insecten und Myriopoden (im Hinblick auf die Anzahl der für die Kopfbildung zur Verwendung kommenden Segmente) noch sehr zweifelhaft (vgl. pag. 737), und sodann pflegt eines der vorderen Rumpfsegmente, gewöhnlich das dritte, der Extremitäten ganz zu entbehren (Fig. 463 *B* und 464), so dass sich die drei ersten Beinpaare auf vier Segmente vertheilen, während der Thorax der Insecten bekanntlich aus drei Segmenten mit je einem Extremitätenpaar besteht.

Die Verwandlung der Larve in das ausgebildete Thier, die sog. Anamorphose der Diplopoden, ist sehr oft und von verschiedenen Forschern (Newport, Fabre, Bode, Latzel, vom Rath und anderen) studirt worden. Sie weist bei den einzelnen Formen gewisse Differenzen auf, die aber nicht so wesentlich sind, als dass sie hier alle eine besondere Berücksichtigung finden könnten. Die wichtigsten Punkte der postembryonalen Entwicklung sind die Neubildung der Segmente und die Entstehungsweise der für die Diplopoden charakteristischen Doppelsegmente. Die Bildung neuer Segmente geht stets zwischen dem Analsegment und dem letzten zur Ausbildung gelangten Segment vor sich (Latzel). Die Doppelsegmente sind aber, wie jetzt sicher erwiesen ist, auf die Verschmelzung zweier ursprünglichen Segmente zurückzuführen (Heathcote).

Wie schon erwähnt, sind bei der sechsfüssigen Larve unter der Haut bereits einige weitere Beinpaare angelegt. Die Zahl derselben differirt bei den einzelnen Formen. Die ausschlüpfende Larve von Glomeris besitzt

hinter den drei ersten, wohl ausgebildeten Beinpaaren sogar schon fünf stummelförmige frei hervorragende Extremitäten (vom Rath). Auch in dieser Beziehung steht also die Glomerislarve, welche ein Puppenstadium nicht durchmachen soll, auf einer Entwicklungsstufe, die von anderen Diplopoden erst nach einer oder mehreren Häutungen erreicht wird.

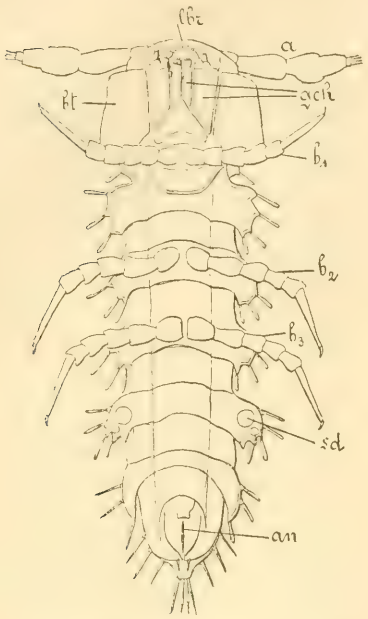


Fig. 464. Larve von Polydesmus complanatus direct nach dem Ausschlüpfen (nach O. vom Rath, aus Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie). *a* Antenne, *an* After, b_1—b_3 erstes bis drittes Beinpaar, *bt* Backentheile, *gch* Gnathochilarium, *lbr* Oberlippe, *sd* die sog. Saftdrüse.

Um ein Beispiel für das Auftreten der Segmente und Beinpaare zu geben, wählen wir die Larve von Polydesmus (Latzel, vom Rath). Die drei ersten Beinpaare sitzen bei ihr am ersten, dritten und vierten Rumpfsegment (Fig. 464). Zwei stummelförmige, unter der Haut gelegene Beinpaare gehören dem fünften und ein weiteres ebensolches dem sechsten Segment an. Nach der Häutung treten dieselben hervor, und auf das Stadium mit sieben Segmenten und drei Beinpaaren folgt somit ein solches von neun Segmenten und sechs Beinpaaren. Das nächste (dritte) Stadium besitzt 12 Segmente und zehn (♂) bezw. 11 Beinpaare (♀). Das sechste Segment zeigt anstatt des früheren einen jetzt zwei Beinpaare, ebenso besitzt das siebente Segment des Weibchens deren zwei, während dasjenige des Männchens nur eines trägt. Die Copulationsfüsse des Männchens, welche am siebenten Segment liegen, kommen erst beim geschlechtsreifen Thier hinzu. Die weitere Zunahme an Segmenten und Extremitäten ist aus der folgenden Tabelle zu ersehen:

I.	Stadium	7	Segmente	3	Beinpaare	
II.	„	9	„	6	„	
III.	„	12	„	10	„	(♂), 11 B. (♀)
IV.	„	15	„	16	„	(♂), 17 B. (♀)
V.	„	17	„	22	„	(♂), 23 B. (♀)
VI.	„	18	„	26	„	(♂), 27 B. (♀)
VII.	„	19	„	28	„	(♂), 29 B. (♀)
VIII.	„	20	„	30	„	(♂), 31 B. (♀)

Im achten Stadium wird die Geschlechtsreife erreicht und erfolgt die Bildung der Copulationsfüsse, die gewöhnlich dem siebenten Rumpfringe der Diplopoden angehören. Zwischen jedem Stadium findet eine Häutung des Thieres statt.

Bei den von Newport nach dieser Richtung besonders eingehend untersuchten Juliden liegen die Verhältnisse im Ganzen ähnlich. Die Larve besitzt am fünften und sechsten Segment je zwei stummelförmige Beinpaare unter der Haut, welche nach der ersten Häutung als wohlgegliederte Extremitäten erscheinen. Bei den späteren Häutungen erhalten auch die folgenden Segmente je zwei Beinpaare und die Segmentzahl nimmt nach hinten weiter zu.

Während bei Strongylosoma, Polydesmus und Julus eines der vier vorderen Segmente der Extremitäten entbehrt (Fig. 463 *B* und 464), scheint dies bei Polyxenus nicht der Fall zu sein. Die Larve dieses Diplopoden besitzt zuerst nur fünf Rumpfsegmente (das Analsegment immer mitgerechnet) und drei Beinpaare, welche an den drei ersten Segmenten sitzen. Im nächsten Stadium bleibt die Segmentzahl die gleiche, dagegen erscheint am vierten Segment ein weiteres Beinpaar (Bode). Dasselbe erhält sich fernerhin als einzelnes Paar, wenn im dritten Stadium an dem neugebildeten fünften Segment ein Beinpaar entsteht und bei der darauf folgenden Häutung ein weiteres Beinpaar an diesem letztern Segment hinzukommt. Während der acht Stadien, welche von dem Thier durchlaufen werden, kommen noch drei weitere mit zwei Extremitätenpaaren versehene Segmente (das sechste, siebente und achte) hinzu, das neunte aber trägt nur ein Beinpaar, während dem vor dem Analsegment gelegenen Abschnitt die Gliedmaassen ganz fehlen (Bode, Latzel, vom Rath). Für die Endsegmente der Diplopoden ist überhaupt charakteristisch, dass an ihnen eine Verschmelzung nicht einzutreten pflegt, wie dieselbe auch an den vier vorderen (als Thorax bezeichneten) Segmenten fehlt und allem Anschein nach wohl auch am Genitalsegment ausbleiben kann.

C. Symphylen und Pauropoden.

Ueber die Embryonalentwicklung dieser infolge ihrer geringen Körpergrösse schwierig zu behandelnden Myriopoden ist unseres Wissens bisher nichts bekannt geworden. Die Larven von Pauropus sind wie die der Diplopoden zuerst sechsfüssig (Lubbock, Ryder, Latzel)[1]. Das zweite und dritte Beinpaar sollen einem Segment, oder wohl besser Doppelsegment angehören. Die Larve besitzt nur wenige Segmente, denn ausser dem Analsegment ist nur noch ein fussloses Segment vorhanden. Bei der ersten Häutung treten zwei weitere Beinpaare auf. Dann zeigt das Thier sechs, sieben, acht und schliesslich neun Beinpaare. Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse ist zu wünschen.

Die Entwicklung von Scolopendrella ist noch weniger bekannt, obwohl ihre Kenntniss sehr wichtig wäre, da dieser Form an und für sich eine grössere Bedeutung zukommt. Das jüngste bisher beobachtete Stadium besass sechs Beinpaare, doch ist es nicht unmöglich, dass ihm Stadien mit weniger Beinpaaren vorausgehen (Latzel). Durch eine Anzahl von Häutungen erfolgt die Erwerbung je eines neuen Beinpaares, bis die Segmentzahl des geschlechtsreifen Thieres erreicht ist. Nach Latzel erinnert der Entwicklungsgang von Scolopendrella lebhaft an den der Polyxeniden.

3. Die Bildung der Organe.

Unsere Kenntniss von der Organbildung der Myriopoden ist noch sehr unvollkommen. Soviel wir davon wissen, scheint sie bei den Chilopoden und Diplopoden in ziemlich übereinstimmender Weise vor sich zu gehen. Nachdem schon Metschnikoff in seinen früheren Arbeiten Angaben über diesen Gegenstand gemacht hat, ist er später von Sograff und Heathcote eingehender, aber nicht erschöpfend behandelt worden.

[1] Genauere Angaben über diese Verhältnisse finden sich bei Latzel (No. 10, Bd. II, pag. 21), wo auch die betr. Litteratur citirt ist.

A. Das Nervensystem.

Vom **oberen Schlundganglion** wissen wir nur, dass es in Form der ansehnlichen Verdickungen der Kopflappen entsteht und sich schliesslich vom Ectoderm abspaltet. Zur Zeit, wenn der Embryo von Julus bereits die Eischale sprengt, wenn also das Gehirn schon längst angelegt ist, bemerkt man an den Kopflappen zwei grubenförmige Einsenkungen, ähnlich denen, welche bei Peripatus, den Insecten und auch bei den Arachniden angetroffen werden (vgl. die Figuren 435, 436 *B*, 346 *C*, 370 *B* und 451 *C*). Anfangs nur flach, vertiefen sich diese Gruben später und senken sich in die Anlage des oberen Schlundganglions ein, mit dessen Zellenmaterial der Boden der Gruben verschmolzen erscheint. Das Einsenken in die Gehirnanlage erinnert ganz besonders an das Verhalten der sog. Ventralorgane bei Peripatus (Fig. 438 *B*, pag. 700). Ihre äussere Oeffnung verengert sich, und zuletzt erscheinen sie als geschlossene Blasen (Heathcote). Sie schwinden schliesslich, und ihre Bedeutung ist nicht festgestellt worden, doch möchte man glauben, dass sie mit der Bildung des Ganglion opticum im Zusammenhang stehen, wenn man die bei den Insecten und Arachniden obwaltenden Verhältnisse in Betracht zieht (pag. 821 und 592). Bei Peripatus sollen die am Kopf des Embryos auftretenden Gruben allerdings eine andere Bedeutung haben (pag. 700), und vielleicht ist es im Hinblick darauf, dass Sograff die auch bei Geophilus vorhandenen Kopfgruben (Fig. 451 *C*) als eine atavistische Erscheinung ansieht, die mit der Bildung des oberen Schlundganglions nichts zu thun hat.

Die **Bauchganglienkette** entsteht wie bei anderen Arthropoden in Form zweier strangförmiger Verdickungen neben der Mittellinie, welche, entsprechend den einzelnen Körpersegmenten, Anschwellungen, die Ganglien, zeigen. Die mediane Furche, welche beide Stränge zwischen sich schliessen (Fig. 453, pag. 729), ist nicht mit der früher vorhandenen seichten, als Blastoporus gedeuteten Längsfurche zu verwechseln, sondern diese schwindet schon bald wieder. In Folge des Auftretens der beiden seitlichen Ectodermverdickungen kommt dann in gleicher Lage die zweite Rinne zur Erscheinung (Fig. 453, *nr*). Bei Geophilus erreicht diese Rinne eine ansehnliche Tiefe, da die beiderseitigen Verdickungen von bedeutendem Umfang und einander stark genähert sind. So scheint es, als ob auch die mittlere Parthie an der Bildung der Ganglienkette theilnehme und somit als Neuralrinne zu bezeichnen wäre. Bei den Diplopoden, speziell Julus tritt die Neuralrinne weniger deutlich hervor, hat aber wohl auch hier dieselbe Bedeutung, da die Ganglien, welche sich vom Ectoderm ablösen, durch eine Querbrücke in Verbindung stehen. So würde der Mittelstrang die Quercommissuren liefern.

Bei Julus soll, nachdem sich die Ganglien vom Ectoderm abgelöst haben (Fig. 468 *A* und *B*), an ihnen eine nach aussen hin gerichtete Einsenkung auftreten, so dass jedes Ganglion mit einer Grube versehen erscheint. Dieser von Heathcote beschriebene Vorgang ist deshalb nicht recht zu verstehen, weil er sich erst nach der Ablösung vom Ectoderm einstellt, andernfalls würde man an die Ventralorgane des Peripatus denken (vgl. pag. 699). Die Gruben, welche wie die im oberen Schlundganglion zugeschlossenen Blasen werden, schwinden bald wieder.

Bei den Diplopoden liegen die beiderseitigen Ganglien erst etwas weiter auseinander, was wohl mit der Umwachsung des Dotters durch den Keimstreifen zusammenhängt, dann nähern sie sich bis zu enger Berührung und an ihrer dorsalen Parthie erscheint die Fasersubstanz, welches Verhalten schon für Peripatus in ähnlicher Weise geschildert wurde (pag. 701).

Die Differenzirung der Ganglien geht in der Reihenfolge von vorn nach hinten vor sich, so dass bei dem wachsenden Embryo, bezw. bei der Larve in dem hinteren, noch nicht ausgebildeten Theil des Körpers die undifferenzirten Anlagen der Bauchganglienkette gefunden werden, von denen sich dann nach vorn hin neue Ganglien abgliedern (Fig. 466 und 467). Bei den Diplopoden kommen auf die grössere Anzahl der Körperringe zwei Ganglienpaare, wodurch sich diese Ringe als Doppelsegmente zu erkennen geben.

Im vorderen Theil der Ganglienkette tritt eine Fusion mehrerer Ganglienpaare ein, welche zur Bildung des unteren Schlundganglions führt (Fig. 466 *usg*), mit dem sich noch einige Ganglienpaare vereinigen können.

Ueber eine Hinzuziehung echter Rumpfganglien zum Gehirn ist unseres Wissens bisher entwicklungsgeschichtlich nichts bekannt geworden, obwohl die Thatsache, dass der hinterste Abschnitt des Gehirns (das sog. Tritocerebrum) einen Theil der Schlundcommissur ausmacht und zudem eine besondere Quercommissur besitzen kann (so bei den Diplopoden und bei Scutigera nach St. Remy) vielleicht auf eine ähnliche Entstehung des Tritocerebrums hinweist, wie sie die mit dem Gehirn vereinigten Kiefergangliен des Peripatus und die Ganglien der zweiten Antenne bei den Crustaceen zeigen (pag. 702 und 364). Das Bild eines Myriopodengehirnes stellt sich schematisch in ganz ähnlicher Weise dar wie das in Fig. 439 (pag. 703) wiedergegebene Gehirn eines Embryos von Peripatus.

B. Die Augen.

Die Bildung der Augen ist bei Julus terrestris verfolgt worden, welche Form jederseits eine grössere Anzahl (gegen 40) sogenannter Ocellen besitzt. Diese treten nach einander auf. Am vierten Tage des freien Larvenlebens, d. h. nach dem Verlassen der cuticularen Hülle, erscheint der erste Ocellus, welchem die übrigen allmählich folgen, bis die volle Zahl erreicht ist. Nach Heathcote vollzieht sich die Bildung der Augen auf die Weise, dass hinter der Basis der Antenne eine Verdickung des Ectoderms entsteht und in dieser sich Pigment ablagert. Sodann tritt in der verdickten Parthie eine Höhle auf, so dass das ganze wie eine Augenblase erscheint. Während sich die Höhle vergrössert, wird die nach aussen gekehrte Wand dünner, die innere aber dicker. Letztere stellt die Retina dar, und der ersteren liegt die Abscheidung der Linse ob. Nach Heathcote's Auffassung ist dies ihre einzige Function, und sie hat nicht die Bedeutung einer Glaskörperschicht. In einem späteren Stadium tritt sie noch mehr zurück (Fig. 465 *h*). Die ganze innere Wand (*r*) liefert die Retina. Zwischen ihren nunmehr regelmässig angeordneten Zellen findet Heathcote kleinere Zellen von unregelmässiger Form, welche amöboiden Mesodermzellen gleichen, und er nimmt an, dass solche zwischen die ectodermalen Retinaelemente als Pigmentzellen einwandern. Eine Kapsel in der Umgebung des Auges wird ebenfalls von Mesodermzellen geliefert, welche sich der Retina dicht anlegten (Fig. 465 *k*).

Durch die von Heathcote gegebene Darstellung der Entstehung des Myriopodenauges ist dessen Entwicklungsmodus noch nicht genügend festgestellt und die Beziehung der Entwicklungsstadien zum ausgebildeten Auge nicht hinreichend geklärt. Vor allem wäre zu zeigen, welche Bedeutung die äussere, unter der Linse gelegene Zellenschicht (Fig. 465 *h*) beim ausgebildeten Auge besitzt, bezw. ob sie überhaupt vorhanden ist. Eine von Grenacher untersuchte Julusart weist ein einschichtiges napfförmiges Auge auf, welchem die Glaskörperschicht fehlt. Andere Myriopoden, wie es scheint besonders Chilopoden, besitzen einen Glaskörper, haben also zweischichtige Augen. Damit entfernen sie sich einigermaassen von dem einfachsten Bau des Ocellus, wie er verschiedenen anderen Myriopoden zukommt. Es wäre daher von Wichtigkeit nachzuweisen, ob die Anlage der Augen wirklich eine geschlossene Blase oder nicht vielmehr eine Ectodermeinsenkung ist, als welche

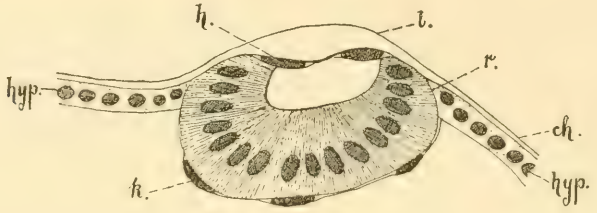


Fig. 465. Schnitt durch ein in der Bildung begriffenes Auge von Julus terrestris (nach Heathcote).

ch Chitinbedeckung des Kopfes, *h* Hypodermisschicht unter der Linse (lentigene Schicht), *hyp* Hypodermis, *k* zellige Augenkapsel, *l* Linse, *r* Retina.

sie bei den Augen ohne Glaskörper auch im ausgebildeten Zustand noch erscheint. Den Glaskörper müsste man dann ähnlich wie bei den Stemmata der Insectenlarven (Fig. 378, pag. 598) durch Vordrängen der Hypodermis von den Seiten her erklären.

Wie bereits weiter oben (pag. 703) gezeigt wurde, legen sich auch die Augen des Peripatus in Form von Ectodermeinsenkungen an, und nichts liegt näher, als die napfförmigen Augen der Myriopoden sowie die Stemmata der Insecten auf eine ähnlich gestaltete niedere Entwicklungsstufe, etwa auf Anneliden augen zurückzuführen (pag. 597). Gerade die Myriopoden bieten in dieser Beziehung besonderes Interesse dar, insofern einige von ihnen nur wenige Ocellen besitzen, Scolopendra z. B. nur vier jederseits, bei anderen aber die Zahl sich steigert und zur Bildung der sog. gehäuften Ocellen (30—40 und mehr, bei Lithobius, Julus, Fig. 461 *oc*) führt, bis schliesslich ein aus zahlreichen (etwa 200) Einzelaugen zusammengesetztes Auge resultirt (Scutigera), welches einem Facettenauge z. B. dem von Limulus gleicht und sogar eine Art von Rhabdombildung erkennen lässt, trotzdem aber seine Beziehungen zu den gehäuften Ocellen anderer Myriopoden nicht verläugnet. Es scheinen sich also für die Myriopodenaugen die verschiedenen Stadien darzubieten, welche wir bei Betrachtung der Arachnidenaugen für die phylogenetische Entstehung des Facettenauges als wahrscheinliche bezeichneten (pag. 598). Eine eingehende entwicklungsgeschichtliche und morphologische Untersuchung dieser Verhältnisse würde höchst erwünscht sein und dürfte lohnenden Erfolg versprechen.

C. Die Tracheen.

Die Tracheen gelangen erst spät zur Anlage. Bei Geophilus kommt der Embryo ohne Tracheen aus dem Ei und die Respiration findet vorerst nur durch die noch sehr dünne Körperbedeckung statt (Sograff). Auch bei den Diplopoden treten die Tracheen spät auf, allem Anschein nach erst dann, wenn der Embryo das Chorion bereits gesprengt hat und in der Puppenhaut liegt. Julus zeigt dann hinter der Basis jedes Beines eine grubenförmige Einsenkung, welche sich vertieft und zwei Divertikel bildet, von denen sich das eine in den Raum unterhalb der Bauchganglienkette erstreckt, während das andere gegen die Rückenseite vorwächst. Damit sind die beiden von der Tracheentasche ausgehenden Hauptstämme gebildet, und von ihnen wachsen nunmehr abermals Divertikel, die Tracheenröhren aus, welche sich mit der Intima auskleiden.

Bei den Diplopoden kommt jedem Rumpfsegment ein Stigmenpaar mit der zugehörigen Stigmentasche und den davon ausgehenden Tracheenstämmen zu. Die Tracheenröhren verzweigen sich nicht und bilden keine Anastomosen, zeigen also ein sehr ursprüngliches Verhalten. In den Körperringen der Diplopoden finden sich zwei Paar Tracheeneinstülpungen, wodurch sich dieselben wiederum als Doppelsegmente zu erkennen geben.

Die Tracheen der Chilopoden zeigen complicirtere Verhältnisse, indem sie sich weiter verzweigen und Anastomosen bilden. Die Vertheilung der Stigmen auf die Segmente ist nicht mehr eine so regelmässige, indem sie einzelnen Segmenten fehlen. In dieser Beziehung erscheinen die Chilopoden demnach als weniger ursprüngliche Formen.

D. Die Wehrdrüsen.

Am fünften Rumpfsegment der dreibeinigen Diplopodenlarve tritt seitlich ein Paar Einsenkungen auf, die Foramina repugnatoria, welche in flaschenförmige Ectodermeinstülpungen führen, das erste Paar der Stink- oder Wehrdrüsen (Fig. 464 *sd*). Mit der Zunahme an Segmenten kommen noch mehr solcher Drüsen hinzu, doch erhält jedes Doppelsegment nur ein Paar und die vorderen Einzelsegmente entbehren ihrer völlig (Heathcote, Metschnikoff[1]).

E. Der Darmcanal.

Bei der Bildung des Darmcanales muss man zwischen Chilopoden und Diplopoden streng unterscheiden; freilich sind die Nachrichten, welche wir bisher zumal über die Entstehung des Diplopodendarmes erhalten haben, keine sehr eingehenden und klären die auffallenden Verhältnisse, welche dabei vorzuliegen scheinen, nicht genügend auf.

a. Der Mitteldarm.

Chilopoden. Der Nahrungsdotter, welchem der Keimstreif aufliegt, ist bei Geophilus sehr umfangreich und lässt noch längere Zeit den Zerfall in Dotterpyramiden erkennen (Fig. 454 *A*, *d*). In ihm liegen

[1]) Bezüglich der Auffassung dieser Drüsen vgl. man das pag. 755 Gesagte.

Kerne, von denen man annimmt, dass sie von vornherein im Dotter zurückgeblieben seien. Diese Kerne ordnen sich zu einer regelmässigen peripheren Lage an. In ihrer Umgebung differenzirt sich der Dotter in regelmässigen Bezirken (Fig. 466); so entstehen die Abgrenzungen von Zellen und das Mitteldarmepithel wird auf diese Weise gebildet (Sograff). Ob diese Differenzirung in einer bestimmten Richtung, d. h. z. B. von vorn nach hinten oder umgekehrt vor sich geht, vermögen wir aus Sograff's Darstellung nicht mit Sicherheit zu erkennen, doch weist die Abbildung Fig. 466 auf eine von hinten nach vorn fortschreitende Ausbildung des Mitteldarmes hin. Der Nahrungsdotter bleibt noch längere Zeit im Mitteldarm liegen und wird erst allmählich resorbirt. Er dient auch der Larve noch als Nahrung und reicht bei der Lithobiuslarve nach dem Ausschlüpfen noch 15 Tage lang aus.

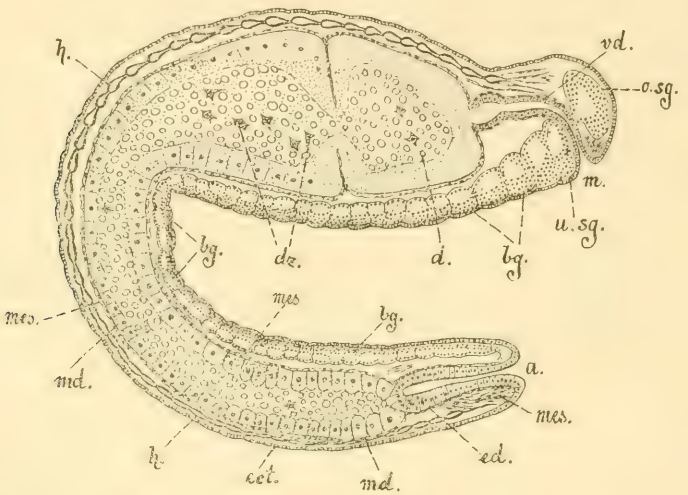


Fig. 466. Sagittaler Längsschnitt eines älteren Embryos von Geophilus ferrugineus (nach Sograff).

a After, *bg* Bauchganglienkette, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ect* Ectoderm, *ed* Enddarm, *h* Herz, *m* Mund, *md* Mitteldarm, dessen Ausbildung noch nicht vollendet ist, indem vorn das Epithel noch fehlt, *mes* Mesodermgewebe, zum Theil den Darm bekleidend, zum Theil in der Leibeshöhle vertheilt, *o.sg* oberes, *u.sg* unteres Schlundganglion, *vd* Vorderdarm.

Diplopoden. Schon von Metschnikoff wurde als wichtiger Unterschied in der Bildung des Mitteldarms der Myriopoden hervorgehoben, dass derselbe bei den Chilopoden an der Peripherie des Dotters entsteht (Fig. 466), diesen also in sich fasst, bei den Diplopoden hingegen als ein Rohr innerhalb des Dotters gebildet wird, so dass dieser also ausserhalb des Darmes liegt (Fig. 467). Der Mitteldarm entsteht auch hier aus den im Dotter enthaltenen Zellen, deren Ursprung ebensowenig wie bei den Chilopoden sicher festgestellt ist. Sie sammeln sich in einer bestimmten Gegend und ordnen sich zur Bildung eines wenig umfangreichen Rohres an, welches sich in der Längsaxe des Embryos erstreckt (Fig. 467 *md*). Dieses Rohr, welches in der nach Heathcote's Abbildung copirten Figur allerdings als solider Strang erscheint,

liegt nach den übereinstimmenden Angaben von Metschnikoff und Heathcote innerhalb der Dottermasse und konnte von dem erstgenannten Forscher im Zusammenhang aus diesem herauspräparirt werden. Der Dotter selbst kommt somit in die primäre Leibeshöhle zu liegen. Diese erfüllt er vollständig. Er dringt z. B. in die durch Auseinanderweichen der Ganglienanlage und des Ectoderms entstehende Lücke ein (Fig. 468 *A* u. *B*) und drängt sich, soviel aus der Darstellung von Heathcote zu entnehmen ist, sogar zwischen die Mesodermschicht und das Ectoderm ein (Fig. 468). Die Ganglienkette liegt dann innerhalb der Dottermasse, und das Gleiche ist mit dem Vorderdarm und Enddarm der Fall, wie eine Betrachtung der Figuren 467 und 468 *B* ergiebt. In späteren Stadien wird der Dotter in die Lücken des Pseudocöls aufgenommen und dort allmählich resorbirt (vgl. pag. 753).

Die Ablagerung des Dotters in der primären Leibeshöhle ist bereits früher (pag. 328) von Moina, sowie von Mysis (pag. 375) erwähnt worden, allerdings kommt dieselbe dort auf etwas andere Weise zu Stande. Ein ähnliches Verhalten, wenn auch in weit beschränkterem Maasse, kann auch bei den Insecten eintreten und soll weiter unten noch besprochen werden (vgl. pag. 832).

Der Unterschied in der Bildung des Mitteldarmes der Chilopoden und Diplopoden liegt auf der Hand und ist am besten aus einer Vergleichung der Abbildungen Fig. 466 und 467 ersichtlich.

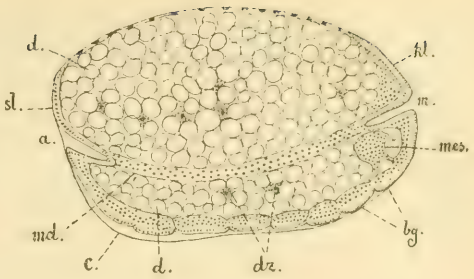


Fig. 467. Längsschnitt durch einen Embryo von Julus terrestris vom zehnten Tage der Entwicklung (nach Heathcote).

a After, *bg* Bauchganglienkette, *c* Cuticularhülle des Embryos, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen. *kl* Kopflappen, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *sl* Schwanzlappen.

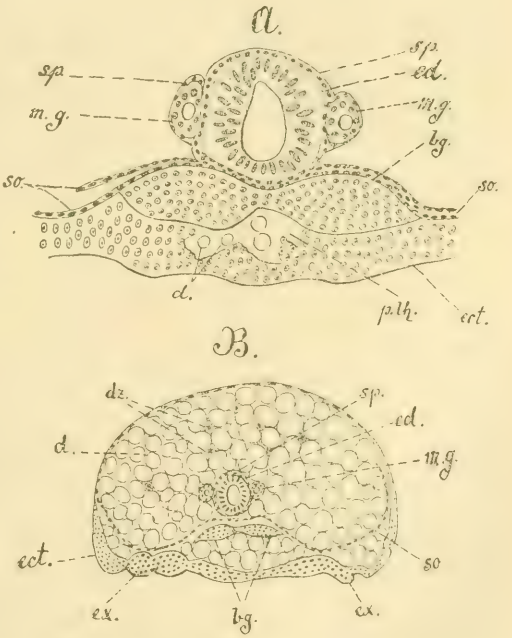


Fig. 468. *A* und *B* Querschnitte durch Embryonen von Julus terrestris (in etwas schematisirter Darstellung nach Heathcote).

A die ventrale Parthie eines Querschnittes durch einen Embryo vom elften Tage. *B* vollständiger Querschnitt eines Embryos vom zwölften Tage. Beide sind durch die hintere Körperregion geführt.

bg Bauchganglien, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ed* Enddarm, *ect* Ectoderm, *ex* Extremitätenanlage, *m.g* Malpighi'sche Gefässe, *p.lh* primäre Leibeshöhle, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Während die Mitteldarmbildung der Chilopoden mehr an die bei den Arachnoiden obwaltenden Verhältnisse erinnert, lässt sich diejenige der Diplopoden nur mit gewissen Erscheinungen bei den Crustaceen vergleichen, bei denen ebenfalls das Epithel erst inmitten des Dotters liegt, bis dieser ins Innere der Darmanlage diffundirt. Ehe man diese Verhältnisse übrigens mit einiger Sicherheit beurtheilen kann, wird man noch Genaueres über die späteren Beziehungen des Mitteldarmes zum Nährdotter erfahren müssen. Einstweilen erscheint uns dieser Punkt noch zu dunkel und einer besseren Klarlegung recht bedürftig.

b. Vorder- und Enddarm.

Bezüglich der Bildung des Vorder- und Enddarmes verhalten sich Chilopoden und Diplopoden ziemlich übereinstimmend. Beide Gebilde sind Ectodermeinstülpungen. Das Stomodaeum entsteht ventral zwischen den Kopflappen, das Proctodaeum ebenfalls in ventraler Lagerung in der Nähe des Hinterendes (Fig. 467 *m* und *a*). Beide verlängern sich, das eine nach hinten, das andere nach vorn und stossen schliesslich an den Mitteldarm, mit dessen Epithel ihre Wandung verschmilzt (Fig. 457, 466, 467). Der After rückt aus der ventralen Lagerung, welche er früher zeigte, mit dem Wachsthum des Embryos mehr nach hinten (Fig. 452—454, pag. 729 und 730 und Fig. 466 *a*).

Als zwei blindsackförmige Ausstülpungen des Enddarmes entstehen die Malpighi'schen Gefässe, welche bei Geophilus allem Anschein nach schon recht früh gebildet werden (Fig. 453 *mg*), während sie bei Julus erst zur Zeit des Ausschlüpfens (d. h. der Sprengung der Eischale, am 12. Tage der Entwicklung) zur Anlage kommen.

Die mesodermalen Bildungen.

Das Mesoderm erscheint zuerst als eine kielförmig nach innen vorragende Verdickung am Blastoderm (Fig. 450, pag. 727, bei Julus nach Heathcote) oder als eine einschichtige Platte von Zellen, welche sich wie jene längs der Ventralseite erstreckt (so bei Geophilus nach Sograff). Diese Mesodermanlage soll nicht allein durch Vermehrung der Blastodermzellen ihre Entstehung nehmen, sondern grossentheils auch von den im Dotter verbliebenen und nunmehr nach der ventralen Oberfläche wandernden Zellen gebildet werden. Anfangs eine continuirliche Zellschicht, erfährt das Mesoderm entlang der Mittellinie eine Trennung in zwei bandförmige Parthien, die Mesodermstreifen. Die Segmentirung derselben tritt in der Weise hervor, dass entsprechend den späteren Segmenten die Mesodermstreifen hintereinander liegende Verdickungen erhalten, zwischen denen die Mesodermschicht sehr dünn wird. Die Bildung der Höhle erfolgt sodann in den verdickten Parthien durch Auseinanderweichen der Zellen (Heathcote), womit das Ursegment fertig und das somatische und splanchnische Blatt angelegt ist.

Sograff schildert die Entstehung der beiden Mesodermblätter abweichend und in einer Weise, wie sie auch für Insecten verschiedentlich angegeben worden ist. Er nimmt nämlich an, dass die einschichtige Zellplatte, welche bei Geophilus unter dem ventralen Ectoderm liegt, an ihrem lateralen Rand sich in dorsaler Richtung umbiegt und nach der Mittellinie hinwächst.

So würden zwei aneinander liegende Blätter gebildet und durch ihr Auseinanderweichen entsteht die secundäre Leibeshöhle. Aehnliches hat Kowalewsky für Hydrophilus angegeben, ohne damit allerdings die Bestätigung späterer Beobachter zu finden. Ein etwas ähnliches Verhalten nimmt Heymons für Phyllodromia an (pag. 814). Nach Sograff sollen ausserdem noch die im Dotter vertheilten Zellen an der Bildung des splanchnischen Blattes theilnehmen, indem sie an die Peripherie rücken.

Die Zahl der angelegten Ursegmentpaare entspricht derjenigen der zu bildenden Körpersegmente, und es ist von Wichtigkeit, dass für jeden der mit zwei Beinpaaren versehenen Körperringe der Diplopoden zwei Paare von Ursegmenten gebildet werden, dass diese Körperringe sich also auch hierdurch als Doppelsegmente erweisen (Heathcote). Von allgemeinerer Bedeutung erscheint sodann die Thatsache, dass die Ursegmente der Myriopoden sich in die Extremitäten-Anlagen hinein erstrecken und diese hohl erscheinen lassen (Fig. 469 *h.us*). Dieses Verhalten gleicht dem des Peripatus und stimmt auch insofern mit ihm überein, als sogar die Antenne mit dem umfangreichen Divertikel einer Segmenthöhle erfüllt ist (Fig. 469 *h.us* und *at*). Es würden somit die für Peripatus an dieses Verhalten geknüpften Erörterungen auch für die Myriopoden Giltigkeit haben (vgl. pag. 697). Jedenfalls erscheinen die Extremitätendivertikel der Segmenthöhlen als ein ursprüngliches Verhalten, welches später verloren geht und unter den Insecten nur bei den niederen Formen (nämlich den Orthopteren nach Graber, Cholodkowsky, Heymons u. A.) erhalten bleibt.

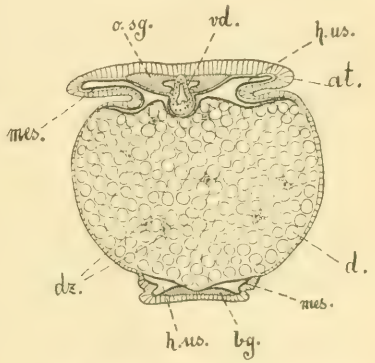


Fig. 469. Querschnitt durch einen Geophilusembryo, welcher als Keimstreifen um den Dotter gerollt ist. Oben ist der vordere, unten der hintere Theil des Keimstreifens getroffen (nach Sograff).

at Antenne, *bg* Bauchganglienkette, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *h.us* Höhlung der Ursegmente, welche sich in die Extremitäten erstrecken, *mes* Mesoderm (Wand der Ursegmente), *o.sg* oberes Schlundganglion, *vd* Vorderdarm.

F. Leibeshöhle, Blutgefässsystem, Fettkörper und Muskulatur.

Der Zustand, in welchem das Mesoderm durch zwei Reihen hintereinander gelegener Ursegmente repräsentirt wird, bleibt nicht lange erhalten. Nach Heathcote theilt sich jedes Ursegment in zwei Blasen, von denen die eine im Körper verbleibt (somatischer Theil des Cöloms), die andere der betreffenden Extremität zukommt (pedaler oder cruraler Theil des Cöloms), eine Erscheinung, welche mit der ähnlichen, bei Peripatus stattfindende Zertheilung der Ursegmente zu vergleichen ist.

Im Einzelnen scheinen sich bezüglich der weiteren Ausbildungen der beiden Ursegmenttheile für Peripatus und die Myriopoden gewisse Differenzen zu ergeben. Durch die Untersuchungen von Heathcote sind diese Verhältnisse noch nicht genügend klar gestellt und ein genaueres Studium derselben muss als sehr erwünscht bezeichnet werden.

Verfolgen wir die Ausbildung der Ursegmente von vorn nach hinten, so finden wir, dass das erste, dessen pedaler Abschnitt in der Antenne liegt, zur Bildung der zur letzteren gehörigen Muskulatur, sowie der Muskulatur des Kopfabschnittes überhaupt, verwendet wird. Die Ursegmente der Mandibeln werden in ähnlicher Weise zur Bildung von Muskeln verbraucht, diejenigen des Maxillensegmentes sollen dagegen nach Heathcote's Darstellung eine andere, weiter unten noch zu besprechende Bedeutung besitzen (Bildung der Speicheldrüsen).

Vom ersten Rumpfsegment an zeigen die beiden Abtheilungen des Cöloms durchgängig eine Verschiedenheit ihrer Ausbildung. Während die pedalen Cölomsäcke zur Ausbildung der Beinmuskulatur verbraucht und aufgelöst werden, rücken die somatischen Parthien bei den Diplopoden gegen die Mittellinie hin, um sich über die Bauchganglienkette zu lagern und hier später mit einander zu verschmelzen. Sie verhalten sich also anders als bei Peripatus, bei dem sie an die Dorsalseite des Körpers rücken und sich oberhalb des Darmes aneinander legen (vgl. pag. 716 und Fig. 444, pag. 714). Wie dort bilden sie aber auch hier die Geschlechtsdrüsen und da diese bei den Chilopoden dorsal vom Darm gelagert sind, könnte man bei diesen Formen eine noch grössere Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Peripatus erwarten, als sie bei den Diplopoden stattfindet.

Bei der angedeuteten Differenzirung der beiden Abtheilungen der Ursegmente scheinen auch zusammenhängende Zellschichten gebildet zu werden, welche sich über der Ganglienkette und in der Umgebung des Darmes anordnen (Fig. 468 *so* und *sp*), wenigstens spricht Heathcote von einer mesodermalen Bekleidung dieser Theile, welche er (wohl nicht ganz correct) als somatisches und splanchnisches Blatt bezeichnet. Die eigentliche Leibeshöhle ist ein Pseudocöl und sie bietet insofern ganz besondere Verhältnisse dar, als sich, wie schon früher (pag. 749) erwähnt, die grösste Masse des Dotters ausserhalb des Mitteldarmes lagert und in Folge dessen in die Leibeshöhle zu liegen kommt (Fig. 467 und 468 *B*, pag. 749). In dem Dotter sind noch immer Zellen enthalten und ihnen hat man eine grosse Bedeutung für die Ausbildung des Blutgefässsystems, sowie des Fettkörper- und Bindegewebes zugeschrieben (Sograff, Heathcote).

Wie schon erwähnt, trägt das von den Ursegmenten herstammende Zellmaterial zur Bildung der die Leibeshöhle begrenzenden Gewebsparthien und besonders der Muskulatur bei. Aus den Figuren 468 *A* und *B* ist zu ersehen, dass eine Mesodermzellenschicht (*so*) anfangs dem ventralen Ectoderm und der Ganglienkette dicht anliegt, mit deren Loslösung vom äusseren Blatt aber ebenso wie diese selbst in den Dotter verlagert wird. Es scheinen bei diesen, allerdings noch nicht genügend festgestellten Vorgängen, kleinere Parthien des Dotters zwischen jene Theile und das Ectoderm einzudringen (Fig. 468 *A* und *B*, *d*). Andererseits geht wohl daraus hervor, dass auch die von den Ursegmenten herstammenden mesodermalen Elemente sich im Dotter verbreiten und die hier zur Ausbildung gelangenden Organe nicht nur auf Rechnung der im Dotter enthaltenen Zellenelemente zu setzen sind.

Bei den Chilopoden bildet sich das Mitteldarmepithel an der Peripherie des Dotters und dieser kommt also ins Innere des Darmes zu liegen. Man sollte glauben, dass in diesem Falle das mesodermale Gewebe von den Ursegmenten herzuleiten wäre und doch nimmt Sograff an, dass an den Seitentheilen sowie am Rücken des Embryos, bis wohin

sich die Ursegmente nicht ausgebreitet haben, ein aus sternförmigen Zellen bestehendes Parenchymgewebe auftritt, welches von den im Dotter verbliebenen Zellen herstammt[1]). Diese sollten schon früher an der Bildung des (hauptsächlich durch Umschlagen der zuerst vorhandenen Zellenplatte entstandenen) splanchnischen Blattes theilgenommen haben, indem sie aus dem Dotter an die Peripherie rückten. In ähnlicher Weise, muss man nach Sograff's Auffassung annehmen, treten auch später, jedoch bevor die Bildung des Mitteldarmepithels erfolgt ist, Wanderzellen aus dem Dotter zur Bildung jenes Parenchymgewebes heraus. Daraus sollen dann das Bindegewebe der Leibeshöhle, der Fettkörper und die Blutzellen hervorgehen, in ähnlicher Weise wie diese Gebilde bei den Diplopoden aus dem schon an und für sich in der Leibeshöhle gelegenen, mit Zellen erfüllten Dotter ihren Ursprung nehmen. Die Dottermasse wird in diesem letzteren Falle offenbar immer stärker von Zellen durchsetzt; der Dotter selbst erscheint in den Lücken des Pseudocöls gelegen und wird hier allmählich aufgesaugt, wie es scheint. Seine Spuren sind noch als ziemlich umfangreiche, Oeltropfen ähnliche Gebilde in dem zelligen Netzwerk zu erkennen, welches den Fettkörper der Larven repräsentirt. Mit der allmählichen Resorption des Dotters und der gleichzeitigen weiteren Ausbildung der mesodermalen Elemente, geht die vorher mit compakter Dottermasse erfüllte primäre Leibeshöhle der Diplopoden (Fig. 467 und Fig. 468 *B*) zuerst in ein von zelligem Maschenwerk gebildetes Pseudocöl und schliesslich in die definitive Gestaltung der Leibeshöhle über.

Die Bildung der Leibeshöhle bei den Diplopoden scheint Aehnlichkeit mit derjenigen von Moina zu haben. Auch bei dieser Form liegt, wie schon erwähnt, der Nahrungsdotter in der primären Leibeshöhle (vgl. pag. 328). Er wird von Zellen durchwachsen, welche sich von den Mesodermstreifen ablösten, deren Natur als echte Mesodermzellen also nicht zweifelhaft sein dürfte. Diese Zellen tragen später ebenfalls zur Bildung des Blutgewebes bei. Ein ähnliches Schicksal haben wahrscheinlich auch die im Pseudocöl der Embryonen von Musca zurückbleibenden Dotterparthien (pag. 832).

Die Bildung des Herzens soll bei den Diplopoden ebenfalls auf die im Dotter enthaltenen Zellen zurückzuführen sein (?) Dieselben ordnen sich im Pseudocöl zu einem dorsal gelegenen Rohr an. Dieses erscheint anfangs noch unvollkommen geschlossen und gewinnt erst später einen festeren Zusammenhalt. Regelmässig gelagerte Oeffnungen (Spaltenpaare), welche in ihm verbleiben, stellen die Ostien dar. In jedem Doppelsegment der Diplopoden kommen zwei Paare Ostien zur Ausbildung. Desgleichen besitzt jedes Doppelsegment zwei Paar von Arterien, welche in etwas mehr ventraler Stellung vom Herzen abgehen und direct in die Räume des Pseudocöls führen. Ventral vom Herzen wird ein Pericardialseptum gebildet, welches den gleichen Ursprung hat wie das Herz selbst (Heathcote).

Nach Sograff's Darstellung entsteht das Herz von Geophilus aus einer Reihe paariger, dem jetzt schon zur Ausbildung gekommenen Darm aufliegender Zellenanhäufungen (Fig. 470 *A*). Wenn gesagt wird,

[1]) Wir glauben die betreffende Auffassung Sograff's in richtiger Weise wiederzugeben, obwohl es schwer ist, aus der russisch geschriebenen Abhandlung ein volles Verständniss dieser einigermassen verwickelten Bildungsvorgänge zu gewinnen.

dass dieselben dem splanchnischen Blatt zugehören, so ist damit wohl kaum vom splanchnischen Blatt im eigentlichen Sinne die Rede, sondern gewiss eine dem Parenchymgewebe entstammende Bekleidung des Darmes gemeint. In diesem Sinne spricht jedenfalls auch Heathcote von einem splanchnischen und somatischen Blatt (Fig. 468 *sp* und *so*). In jenen Zellanhäufungen, von denen jedes Paar einer späteren Herzkammer entspricht und einem Körpersegment zugehört, treten Höhlungen auf (Fig. 470 *B*). Von den so gebildeten Säcken verschmelzen die beiden zu einem Paar gehörigen mit einander, indem sie sich in der Mittellinie zu einem einzigen Sack vereinigen. So ist eine Herzkammer gebildet, und die Continuität der hintereinander liegenden Kammern repräsentirt das ganze Rückengefäss (Fig. 466). Diese Bildung des Herzens zeigt eine grosse Uebereinstimmung mit dem aus paariger Anlage hervorgehenden Rückengefäss der Anneliden (vgl. pag. 193), und wenn sie sich als richtig erweist, so würden allem Anschein nach die Chilopoden in dieser Beziehung ursprünglichere Verhältnisse aufweisen, als sie selbst Peripatus besitzt. Freilich ist dies vorläufig nur ganz mit Reserve auszusprechen, eine erneute Untersuchung der Myriopodenentwicklung aber auch in dieser Hinsicht wie in vielen anderen als sehr erwünscht zu bezeichnen.

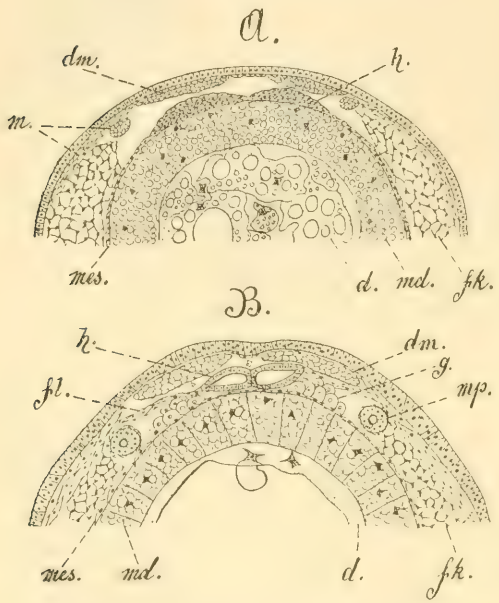


Fig. 470. *A* und *B* Theile von Querschnitten durch ältere Embryonen von Geophilus ferrugineus (nach Sograff). Die Schnitte sind durch die hintere Parthie des Körpers geführt.

d Dottermasse mit Dotterzellen, *dm* Dorsalmuskeln, *fk* Fettkörpergewebe, *fl* Flügelmuskeln des Herzens, *g* Anlage der Genitaldrüsen, *h* die paarige Anlage des Herzens, *m* Muskulatur, *md* Mitteldarm, *mes* mesodermale Bekleidung des Darmes, *mp* Malpighi'sche Gefässe.

Die Körpermuskulatur nimmt ihre Entstehung aus den der ectodermalen Körperwand sich anlagernden mesodermalen Elementen, über deren Abstammung nichts Sicheres bekannt ist, wie bereits früher erwähnt wurde.

G. Die Speicheldrüsen.

Obwohl man von vornherein geneigt ist, die Speicheldrüsen der Myriopoden für homolog mit denen der Insecten zu halten und sie dementsprechend wie diese als ectodermale Bildungen anzusehen, so muss man sie auf Grund der bisher vorliegenden Angaben (von Heathcote) doch zu den mesodermalen Gebilden zählen. Danach sollen die Speicheldrüsen durch schlauchförmiges Auswachsen des somatischen Abschnittes vom Ursegment des Unterkiefersegmentes gebildet werden. Wenn der Schlauch schon ziemlich lang geworden ist, öffnet er sich erst durch Ver-

schmelzung mit dem Ectoderm jederseits an der Basis der Unterkieferplatte nach aussen.

Wenn sich die Entstehung der Speicheldrüsen aus dem Mesoderm wirklich bestätigen sollte, so hätte man sie für umgewandelte Nephridien zu halten, während man die Speicheldrüsen der Insecten infolge ihres ectodermalen Ursprungs wohl als Cruraldrüsen ansehen muss. Die Speicheldrüsen der Myriopoden würden dann in gleicher Weise wie diejenigen des Peripatus gebildet werden (vgl. pag. 714), allerdings soll es dort die äussere, nicht die innere Abtheilung des Ursegmentes sein, welche sie entstehen lässt. Was übrigens die Frage der directen Homologie der Speicheldrüsen bei den Myriopoden und bei Peripatus betrifft, so ist dieselbe identisch mit derjenigen nach der Homologie der Mundgliedmaassen beider Gruppen. Die Speicheldrüsen von Peripatus gehören dem Segment der Oralpapillen zu und die Frage, wie diese Anhänge sich zu den Mundwerkzeugen der Myriopoden verhalten, soll an anderer Stelle erledigt werden (pag. 906).

An und für sich müssen wir sagen, dass uns die Entstehung der Speicheldrüsen aus dem Mesoderm nicht sehr wahrscheinlich ist. Uebrigens besitzen die Myriopoden mehrere Paare von Speicheldrüsen (Herbst, No. 9), welche den einzelnen Kopfsegmenten zukommen, so wie sich die Speicheldrüsenpaare auf die Segmente der Mandibeln, Maxillen und Unterlippe bei den Insecten vertheilen. Nichts liegt näher, als an eine Homologie dieser Gebilde bei Insecten und Myriopoden zu denken. Immerhin würde es möglich sein, dass wie bei Peripatus Drüsen mesodermalen und ectodermalen Ursprunges neben einander vorhanden sein könnten. Es würde also nöthig sein, vor allen Dingen den Entwicklungsmodus dieser Drüsen genau festzustellen.

Sind die Speicheldrüsen oder Kopfdrüsen, wie sie Herbst mit einem indifferenten Namen nennt, denn es sind auch Spinndrüsen darunter, sind diese Drüsen ectodermaler Natur, so würde man sie als Cruraldrüsen anzusehen haben. Solche (wahrscheinlich ectodermale) Drüsen finden sich auch am Rumpf der Myriopoden vielfach vor und werden den Cruraldrüsen des Peripatus, sowie weiterhin den Parapodialdrüsen der Anneliden verglichen. Die betreffenden Drüsen der Myriopoden sind sehr mannigfacher Natur. Eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse findet sich bei Eisig (No. 2). Dieser Forscher war übrigens geneigt, die Wehrdrüsen, welche wir oben nach den Untersuchungen von Metschnikoff und Heathcote als ectodermal schilderten, als umgewandelte Nephridien anzusehen.

H. Die Genitalorgane.

Das Wenige, was man bis jetzt über die Bildung der Genitalorgane weiss, bezieht sich auf die Geschlechtsdrüsen der Diplopoden. Dieselben gehen wie bei Peripatus aus dem somatischen Theil der Ursegmente hervor, der aber nicht wie dort gegen die Dorsalseite vorrückt, sondern in ventraler Lagerung verbleibt. Zur Bildung der Geschlechtsdrüsen wird eine grössere Anzahl von Ursegmenten verwendet. Die somatische Parthie derselben rückt gegen die Medianlinie hin und lagert sich über die Bauchganglienkette. Die Cölomsäcke der rechten und linken Seite jedes Segmentes berühren sich in der Mittellinie. Ungefähr zur Zeit, wenn der Embryo ausschlüpft, verschmelzen sie beide mit einander, so dass ihre Höhlungen zusammenfliessen, und indem sich auch die hinter einander liegenden Cölomsäcke vereinigen, wird ein längeres Rohr gebildet, welches zwischen Bauchganglienkette und Darm gelegen ist. Damit ist die Genitalröhre gebildet.

Ueber das Verhältniss der Genitalröhre zu den Ausführungsgängen, sowie über deren Entstehung und Bedeutung fehlen sichere Angaben. Bei Peripatus entsprechen die Ausführungsgänge bekanntlich einem Paar Nephridien. Sie münden hinten am Körper aus. Bei den Myriopoden besitzt diese Frage deshalb ein besonderes Interesse, weil die Genitalorgane bei den Chilopoden hinten (am vorletzten Körpersegment), bei den Diplopoden dagegen ziemlich weit vorn (hinter dem zweiten Beinpaar) ausmünden. Wir sind geneigt, das Verhalten der Chilopoden für das ursprünglichere zu halten und bei den Diplopoden eine secundäre Verlagerung der Ausführungsgänge nach vorn anzunehmen, welcher Vorgang noch am ehesten durch die Verwendung eines anderen Nephridienpaares zu erklären ist. An eine Verschiebung der Geschlechtsöffnung durch Eintreten der Knospung hinter diesem Segment und Ausfallen vorderer Segmente zu denken, scheint ganz unstatthaft.

Die Lagerung der Geschlechtsdrüsen erscheint uns bei den Chilopoden ebenfalls ursprünglicher und wie die Lage der Ausführungsgänge mehr dem Verhalten von Peripatus entsprechend. Sie liegen nämlich dorsal vom Darm und erscheinen beim Embryo als zwei Zellenanhäufungen neben dem Rückengefäss (Fig. 470 *B*, *g*). Leider fehlt bisher eine genauere Kenntniss ihrer Entstehung.

Allgemeines.

Bei der Betrachtung der Myriopodenentwicklung drängen sich zwei wichtige Fragen auf, nämlich die, ob sich durch die Entwicklungsgeschichte der Myriopoden nähere Beziehungen derselben zu dem Peripatus ergeben, und wie sie sich zu der Insectenentwicklung verhält. Da uns die Myriopoden in gewissem Sinne als Mittelformen zwischen den Insecten und Onychophoren erscheinen, liegen diese Fragen sehr nahe. Freilich muss dazu sofort bemerkt werden, dass die Entwicklung der Myriopoden bisher noch zu wenig bekannt ist, um auf jene Fragen eine so befriedigende Antwort zu geben, wie man sie vielleicht von ihr erwarten dürfte.

Schon bezüglich der ersten Entwicklungsvorgänge der Myriopodeneier schweben wir im Hinblick auf einen Vergleich mit Peripatus ziemlich im Ungewissen. Den Myriopodeneiern kommt eine superficielle Furchung mit Zerklüftung des Dotters zu, und Aehnliches ist auch für die dotterreichen Eier des neuseeländischen Peripatus angegeben worden (Fig. 418 *A*, pag. 680). Die Eier der anderen Peripatusarten furchen sich total, wie wir sahen, doch liess sich dieses Verhalten mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit als ein secundäres darstellen. Es ist übrigens hierbei von Interesse, dass man auch den niederststehenden Insecten (Poduren) eine totale Furchung zugeschrieben hat, obwohl sichere Nachrichten hierüber noch abzuwarten sind.

Die Keimblätterbildung der Myriopoden ist noch zu wenig bekannt, als dass sich darauf sichere Schlüsse bauen liessen, dagegen bietet die äussere Körpergestaltung einige, wenn auch nicht sehr sichere Vergleichspunkte. Es wurde gezeigt, dass der Myriopodenembryo bereits in früher Zeit der Entwicklung eine starke ventrale Krümmung erleidet, die zu einer Versenkung des ganzen Keimstreifens in den Dotter führen kann (Fig. 455—458, pag. 731 und ff.). Aehnliches könnte aus den Angaben und Zeichnungen von L. Sheldon für Peripatus entnommen werden, und es scheint nicht unmöglich, dass diese Entwicklungsvorgänge der Myriopoden und Insecten auch bei Peripatus schon vorbereitet sind.

Als Merkmal einer ziemlich niederen Stufe der Entwicklung und gleichzeitig als Vergleichungspunkte mit der Peripatusentwicklung dürften die vermeintlichen Ventralorgane (von Kopf und Rumpf), die Fortsetzung der Ursegmente in die Extremitäten, besonders in die Antennen, das Verhalten der ectodermalen (Crural-) Drüsen und der (vielleicht dem Mesoderm entstammenden) Speicheldrüsen, die zweitheilige Anlage des Herzens und die ähnlich wie bei Peripatus erfolgende Bildung der Genitalorgane anzusehen sein; aber leider sind unsere Kenntnisse der betreffenden Entwicklungs-Vorgänge nicht ausreichend, um diese Vermuthungen zu einiger Sicherheit zu erheben. Besser steht es um die Kenntniss der ausgebildeten Thiere, und in dieser Beziehung macht es die Beschaffenheit der Mundwerkzeuge, die Gliederung des Nervensystems, der Bau der Augen, das Vorhandensein der Malpighi'schen Gefässe, sowie das Verhalten des Blutgefässsystems und der Leibeshöhle zweifellos, dass die Myriopoden in naher Verwandtschaft zu den Insecten stehen. Den bei weitem auffälligsten Uebereinstimmungspunkt bilden die Tracheen. Sie sind von ganz gleicher Beschaffenheit wie bei den Insecten. Wenn wir diesem Punkt hier so grosse Wichtigkeit zuschreiben, während wir ihn bei der Vergleichung der Arachniden mit den Insecten nicht (pag. 638) gelten liessen, so liegt dies daran, dass sich eine Ableitung der langgestreckten und ziemlich homonom gegliederten Myriopoden von peripatusähnlichen, bereits mit Tracheen versehenen Formen von selbst darbietet, während einer derartigen Ableitung der Arachniden grosse Schwierigkeiten entgegenstehen, welche bereits früher eingehender besprochen wurden (pag. 635).

Trotz der grossen Uebereinstimmung des Tracheensystems der Myriopoden und Insecten im ausgebildeten Zustand, scheint bei den ersteren doch eine Thatsache auf das Verhalten des Peripatus hinzuweisen. Wie bei diesem treten auch bei den Myriopoden die Tracheen sehr spät auf; sie sollen erst zur Zeit der postembryonalen Entwicklung gebildet werden, während sie bei den Insecten bereits in frühen Stadien der Embryonalentwicklung zur Anlage kommen.

Als eine Thatsache von grösserer Bedeutung könnte auf den ersten Blick das Auftreten von Jugendformen erscheinen, welche nur mit verhältnissmässig wenigen Segmenten und noch weniger Gliedmaassenpaaren ausgestattet sind, um so mehr, da dieselben eine grosse Aehnlichkeit im Habitus mit den Jugendformen der niedrigststehenden Insecten, nämlich der Thysanuren, besitzen. Wir kommen damit zu der Frage, ob die reiche Segmentzahl des Myriopodenkörpers überhaupt einen primitiven Zustand darstellt oder als ein erworbener Charakter anzusehen ist. Wir möchten diese Frage dahin beantworten, dass die Stammform der Myriopoden allerdings eine aus einer ziemlich grossen Anzahl von Segmenten bestehende, ähnlich wie Peripatus homonom gegliederte Form war, aber wir möchten mit E. Haase (No. 5) annehmen, dass die grosse Zahl von Segmenten, wie wir sie jetzt bei den Myriopoden finden, eine spätere Erwerbung dieser Formen darstellt. Man hat diese immer weiter fortschreitende Verlängerung des Körpers durch die Lebensweise der Myriopoden erklärt, welche eine derartige Ausbildung des Körpers mit sich bringt, ähnlich wie bei den Schlangen unter den Wirbelthieren. Es ist von Interesse, wie diese Verlängerung des Körpers auch eine Modification der morphologischen Charaktere desselben zur Folge hat. Bei den aus zahlreichen Segmenten bestehenden Chilopoden schieben sich nämlich in die weiche intersegmentale Bauchhaut unpaare Chitinplatten ein, welche bei den kürzeren Chilopoden nur wenig entwickelt sind, mit zunehmender

Länge und Segmentzahl jedoch zu breiteren Bauchplatten, den unpaaren Scuta, werden (Haase, No. 6).

Die für Insecten und Myriopoden gemeinsame Urform hat man vielfach in der Nähe der Symphylen gesucht; aber Scolopendrella, welcher man wegen ihrer auffallenden Uebereinstimmung mit den Thysanuren (Fig. 534 und 535, pag. 880) diese hohe Bedeutung beilegte, zeigt ebensowohl wie die letzteren selbst gewisse Organisationsverhältnisse, welche sie so wenig wie diese als eine vollständig ursprüngliche Form erscheinen lassen. Wir zweifeln zwar nicht daran, dass die Symphylen sowohl wie die Thysanuren sehr alte Formen sind, möchten aber für die Myriopoden eine noch ursprünglicher organisirte Stammform in Anspruch nehmen, von welcher sich die Symphylen bereits etwas, die Thysanuren aber noch mehr entfernt haben. Die Differenzirung eines Thorax, welche die letzteren als wichtigen Charakter bereits besitzen, während sie bei den Myriopoden erst angedeutet erscheint, wird bei Behandlung der Insecten (pag. 880) besprochen werden.

Die Myriopoden, welche mit wenig Segmenten und mit nur drei wohlausgebildeten Beinpaaren wie die meisten Insectenlarven das Ei verlassen, sind die Diplopoden; die Chilopoden schlüpfen stets mit einer grösseren oder der vollen Anzahl von Segmenten und Beinpaaren aus dem Ei. Man würde geneigt sein, dieses Verhalten als das ursprünglichere anzusehen, zumal auch Peripatus beim Ausschlüpfen die volle Segmentzahl besitzt, wenn nicht die gesammte Organisation es zweifelhaft erscheinen liesse, welche von den beiden Abtheilungen die ursprünglichere ist, die Chilopoden oder die Diplopoden.

Wie die spätere Entwicklung scheint auch die Einkrümmung des Embryos bei den Chilopoden auf eine ursprünglichere Weise zu verlaufen, da sie nur als eine Folge des Längenwachsthums erscheint, während die frühe Einknickung des Keimstreifens der Diplopoden eine solche natürliche Erklärung nicht zulässt, sondern viel eher als ein abgeleitetes Verhalten angesehen werden muss. Dagegen scheint die drehrunde Gestalt des Diplopodenkörpers einen ursprünglicheren Zustand darzustellen, da auch der Chilopodenembryo drehrund ist und erst nach dem Ausschlüpfen die dorsoventrale Abplattung erfährt.

Während bei den Chilopoden jeder Körperring ein Beinpaar trägt, sehen wir bei den Diplopoden je zwei Segmente zu einem Körperring verschmelzen, der nunmehr mit zwei Beinpaaren versehen ist. Die Entwicklungsgeschichte hat gezeigt, dass für jeden Körperring der Diplopoden zwei Ursegmentpaare und zwei Ganglien angelegt werden; somit ist die Natur dieser Körperringe als Doppelsegmente nicht mehr zweifelhaft. Hierin liegt sicher ein secundärer Charakter der Diplopoden; dafür verhalten sich aber ihre Mundtheile insofern einfacher, als die Diplopoden wahrscheinlicher Weise nur ein Paar Unterkiefer besitzen, bei den Chilopoden aber zu diesem Paar noch zwei weitere Extremitätenpaare als Hilfswerkzeuge bei dem Kaugeschäft hinzugezogen werden. — Das Tracheensystem ist bei den Diplopoden einfacher, bei den Chilopoden hingegen complicirter gestaltet, dafür tritt aber wieder bei den letzteren ein ursprünglicheres Verhalten der Genitalorgane hervor, indem die Geschlechtsdrüsen dorsal vom Darm angelegt werden (wie bei Peripatus) und diese Lagerung beibehalten, während sie bei den Diplopoden ventral vom Darm gefunden werden. Im ersteren Falle gehört die Geschlechtsöffnung dem vorletzten Körpersegment an, im letzteren liegt sie dem vorderen Körperende genähert zwischen dem zweiten und dritten Rumpfsegment. Wir werden

kaum daran zweifeln, dass die Lagerung der Geschlechtsöffnung am hinteren Körperende den ursprünglichen Zustand darstellt und im anderen Falle eine Modification dieses ursprünglichen Zustandes eingetreten ist.

Wenn zu alledem hinzukommt, dass die Diplopoden für die paläontologisch älteren, die Chilopoden für die jüngeren Formen gelten, so wird man nur sagen können, dass auch sie sich schon früh von der gemeinsamen Stammform getrennt haben und jeder Zweig, sich für sich weiter entwickelnd, neue Charaktere erwarb, aber auch alte Merkmale beibehielt, welche jedoch in beiden Gruppen in Folge der getrennten Fortentwicklung nicht die gleichen waren.

Das wichtigste Merkmal in der Organisation der Myriopoden ist die gleichartige Ausbildung der Rumpfsegmente und der damit im Zusammenhang stehende Besitz von Gliedmaassen an allen oder doch beinahe allen Rumpfsegmenten. Dieses Merkmal verleiht den Myriopoden einen besonders primitiven Charakter und nähert sie denjenigen segmentirten Formen, welche ebenfalls eine homonome Gliederung des Körpers aufweisen, nämlich dem Peripatus und den Anneliden.

Litteratur.

1. **Bode, J.** *Polyxenus lagurus. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie u. Entwicklungsgeschichte der Chilognathen. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 49. Bd. Halle 1877.*
2. **Eisig, H.** *Die Capitelliden XVI. Monographie der Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1887.*
3. **Fabre, J. H.** *Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. Annal. Sc. Nat. 4e sér. T. 3. Paris 1855.*
4. **Grenacher, H.** *Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikroskop. Anatomie. 18. Bd. 1880.*
5. **Haase, E.** *Beitrag zur Ontogenie u. Phylogenie der Chilopoden. Zeitschr. f. Entomologie. N. F. 8. Heft. Breslau 1881.*
6. **Haase, E.** *Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morpholog. Jahrbuch. 15. Bd. 1889.*
7. **Heathcote, F. G.** *The early development of Julus terrestris. Quart. Journal of microscop. Science. Vol. 26. 1886.*
8. **Heathcote, F. G.** *The post-embryonic development of Julus terrestris. Philos. Transactions Royal Soc. London. Vol. 179. 1888.*
9. **Herbst, C.** *Anatomische Untersuchungen an Scutigera coleoptrata. Dissertation. Jena 1889.*
10. **Latzel, R.** *Die Myriopoden der Oesterreich-Ungarischen Monarchie. 2 Bde. Wien 1880 u. 1884.*
11. **Metschnikoff, E.** *Embryologie der doppeltfüssigen Myriopoden (Chilognatha). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.*
12. **Metschnikoff, E.** *Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. 1875.*
13. **Newport, G.** *On the organs of reproduction and the development of the Myriapoda. Philos. Transactions Roy. Soc. London 1841.*
14. **Packard, A. S.** *On the Morphology of the Myriopoda. Proceedings of the American Philos. Soc. Philadelphia. Vol. 21. 1884. Auch in Annals Mag. Nat. Hist. 5. ser. Vol. 12.*
15. **Rath, O. vom.** *Beiträge zur Kenntniss der Chilognathen. Inaug.-Dissertation. Bonn 1886.*
16. **Rath, O. vom.** *Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilognathen). Berichte der Naturforsch.-Gesellsch. Freiburg i. Br. 5. Bd. 1890.*
17. **Rath, O. vom.** *Zur Biologie der Diplopoden. Ber. d. Naturforsch.-Gesellsch. Freiburg i. Br. 5. Bd. 1891.*

18. **Saint Remy, G.** *Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. exper. gén. 2e sér. T. 5. Suppl. 1887—1890.*

19. **Sograff, N.** *Zur Embryologie der Chilopoden. Zool. Anzeiger. 5. Jg. 1882.*

20. **Sograff, N.** *Materialien zur Kenntniss der Embryonalentwicklung von Geophilus ferrugineus u. G. proximus (russisch). Nachrichten der Gesellsch. der Freunde der Naturwiss., Anthrop. u. Ethnogr. Moskau. 43. Bd. 1883. Referat im Zool. Jahresbericht für 1883 der Stat. Neapel.*

21. **Stecker, A.** *Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden. Arch. f. mikroskop. Anatomie. 14. Bd. 1877.*

22. **Tömösvary, E.** *Eigenthümliche Sinnesorgane der Myriopoden. Math. Naturwiss. Berichte aus Ungarn. 1. Bd. Pest u. Berlin 1882—83.*

XXIII. Capitel.

INSECTEN.

Systematik (nach Brauer No. 146):

A. Apterygogenea.

a. Thysanura (Campodea, Japyx, Machilis, Lepisma).
b. Collembola (Podura, Sminthurus).

B. Pterygogenea.

a. Dermaptera (Forficula).	Homomorpha.
b. Ephemeridae.	
c. Odonata (Libellulidae).	
d. Plecoptera (Perlariae).	
e. Orthoptera genuina (Blattidae, Phasmidae, Mantidae, Saltatoria).	
f. Corrodentia (Termitidae, Psocidae, Mallophaga).	
g. Thysanoptera (Physapoda, Thrips).	
h. Rhynchota.	
i. Neuroptera (Sialidae, Megaloptera).	Heteromorpha.
k. Panorpatae.	
l. Trichoptera (Phryganea).	
m. Lepidoptera.	
n. Diptera.	
o. Siphonaptera.	
p. Coleoptera.	
q. Hymenoptera.	

I. Embryonalentwicklung.

1. Eiablage und Bau des reifen Eies.

Die Eier der meisten Insecten werden abgelegt. Nur verhältnissmässig wenige Formen sind vivipar, z. B. die parthenogenetischen Generationen der Aphiden, manche Dipteren (Sarcophaga, Tachinen, Oestriden, Pupiparen, Cecidomyialarven), die Stylopiden und einige Käfer (manche Staphylinen). Die abgelegten Eier zeigen sich durch die mannigfaltigsten Einrichtungen gegen äussere Schädlichkeiten geschützt, sei es, dass sie an einer Unterlage festgeklebt werden, oder in

das Wasser, unter die Erde oder in das Innere von Pflanzentheilen abgelegt werden. Im letzteren Falle wird durch die Eiablage vielfach zur Entstehung von Pflanzenauswüchsen (Gallen) Veranlassung gegeben. Jene Insecten, deren Larven als Parasiten in der Leibeshöhle anderer Insecten leben (Pteromalinen), pflegen ihre Eier in den Körper der künftigen Wirthe abzulegen, wo dann die embryonale und postembryonale Entwicklung durchlaufen wird. Manche Insecten setzen ihre Eier von einem Gespinnst umschlossen ab. Andere umhüllen dieselben mit einem Secret, welches bei den in das Wasser abgelegten Eiern gallertartig aufquillt (Laichmassen der Culiciden und Phryganiden), bei anderen an der Luft zu einer festeren Kapsel erhärtet (sog. Eicocon von Periplaneta und von Mantis) etc.

Die Eier der Insecten zeichnen sich meist durch ihre ansehnliche Grösse aus. Hinsichtlich ihrer Form zeigen sie grosse Mannigfaltigkeit; im Allgemeinen herrscht die ovale, nach der Richtung der Längsaxe gestreckte Grundform vor. Bei diesen ist häufig durch beträchtlichere Krümmung der einen Längsseite ein Unterschied der späteren Dorsal- und Ventralseite angedeutet (vgl. Fig. 471 *d* und *v*).

Das reife Ei ist von zwei Hüllen eingeschlossen, einer inneren, vom Ei durch Erhärtung der Aussenschicht selbst producirten, der Membrana vitellina (Dotterhäutchen, Fig. 471 *dh*) und einer äusseren, von den Follikelzellen abgeschiedenen, dem Chorion (*ch*); das letztere zerfällt zuweilen wieder in zwei Schichten, eine innere, das Endochorion, und eine äussere, das Exochorion. Während sich das Dotterhäutchen gewöhnlich als völlig homogene, zarte, structurlose Membran darstellt, behält das Chorion nur selten eine ähnliche Beschaffenheit bei. In den meisten Fällen entsteht durch netzartig verlaufende Verdickungsleisten (den Ausdruck des zelligen Baues des Follikelepithels) ein für die verschiedenen Gattungen und Arten äusserst mannigfaltiges Relief der Oberfläche.

Das Chorion zeigt eine oder mehrere Durchbrechungen zum Durchtritt der Spermatozoen (Micropylen, Fig. 471 *m*) und da in der Umgebung dieser Micropylen das Chorion meist eine andersartige Beschaffenheit annimmt, so entsteht auf diese Weise ein häufig ungemein complicirter Micropylapparat, in dessen Umkreise das Dotterhäutchen an das Chorion festgeheftet erscheint (vgl. Fig. 471), so dass die Durchbohrung sowohl das Chorion, als auch das Dotterhäutchen durchsetzt.

Wir unterscheiden an den Insecteneiern stets einen vorderen und hinteren Eipol. Als vorderer Pol wird jener bezeichnet, der im Mutterleibe gegen das Kopfende der Mutter zu gelagert ist, also dem oberen Ende der Ovarialröhre entspricht. An diesem vorderen Pole liegt in den späteren Stadien der embryonalen Entwicklung stets das Kopfende des Embryos, während dessen Hinterende dem hinteren Pole des Eies zugewendet ist. Der Micropylapparat ist in den meisten Fällen am vorderen Pole des Eies gelagert.

Häufig ist dem Micropylfelde aussen eine Kappe von Gallertmasse (Fig. 471 *g*) aufgelagert, welche sich als Hülle über einen grossen Theil des Eies oder die gesammte Oberfläche desselben ausdehnen kann.

An dem Ei selbst trennt sich in den meisten Fällen eine oberflächliche, aus Protoplasma oder Bildungsdotter bestehende Schicht (Fig. 471 *k*) von den inneren Parthien des Eies, die zum grossen Theil aus Nahrungsdotterelementen (*do*) zusammengesetzt sind. Die oberflächliche Protoplasmaschicht, welche Weismann (No. 87) als Keim-

hautblastem bezeichnete, wurde bisher nur in wenigen Fällen vollständig vermisst, doch stellt sie meist nur eine ganz dünne Schicht von geringer Mächtigkeit dar, deren Masse gegenüber der Menge des central gelagerten Nahrungsdotters eine fast verschwindende zu nennen ist. Nur gewisse Eier kleinerer Insectenformen müssen als verhältnissmässig dotterarm bezeichnet werden. Es sind dies zum Theil Formen, bei denen die aus dem Ei entschlüpfenden Jugendstadien durch geringe Grösse sich kennzeichnen (ovipare Aphiden), oder bei denen auf anderweitige Weise für die Ernährung des sich entwickelnden Eies gesorgt ist, sei es, dass dasselbe im Mutterleibe zur Entwicklung kommt (vivipare Aphiden), sei es, dass es endoparasitisch in der Leibeshöhlenflüssigkeit anderer Insecten seine Entwicklung durchläuft (Pteromalinen). Bei allen diesen Formen ist die Dotterarmuth von maassgebendem Einflusse auf den Ablauf der Embryonalentwicklung, wie wir später sehen werden. Wahrscheinlich sind aber diese Abänderungen secundäre, und das mit reichen Nahrungsdottermengen versehene Ei ist wohl als der ursprüngliche Typus des Insecteneies zu betrachten.

Die centrale, dotterreiche Masse (*do*) des Insecteneies besteht zum grössten Theile aus Nahrungsdotterkugeln, ferner aus kugeligen Fetttropfen, zwischen denen ein feines Netzwerk von Protoplasma (Bildungsdotter) sich ausdehnt. Die Elemente des Nahrungdotters erscheinen als stark lichtbrechende, kugelige oder durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattete, anscheinend structurlose, homogene Körper.

Das Keimbläschen des reifenden Insecteneies ist in den centralen Parthien desselben gelagert und zeigt sich als grosser bläschenförmiger, mit spärlichem Chromatingerüst versehener Zellkern. Gegen das Ende der Eireifung rückt er an die Oberfläche des Eies und wandelt sich daselbst in eine Richtungsspindel um (Blochmann, No. 5).

Die Lage der Richtungsspindel ist für die einzelnen Insectengruppen eine verschiedene. Bei einigen (Pieris) liegt sie direct am vorderen Eipole, bei den meisten dagegen an einer Längsseite des Eies. So fand sie Blochmann (No. 5) bei Blatta in der Mitte der Rückenseite und auch bei Musca an der concaven (Rücken-)Seite des Eies, $^1/_3$—$^1/_4$ der Gesammtlänge (vgl. Fig. 471 *r*) hinter dem vorderen Eipole. Bei den Ameisen findet sie sich auch seitlich, doch dem vorderen Eipole genähert, während sie bei den Aphiden die Mitte einer Längsseite des Eies einnimmt. Bei Hydrophilus (Heider) liegt sie etwas hinter der Mitte einer Längsseite.

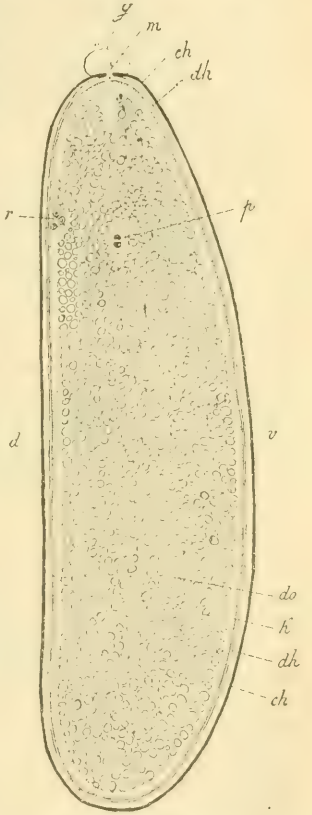


Fig. 471. Schematischer Medianschnitt durch das Ei von Musca im Stadium der Befruchtung (im Anschlusse an Zeichnungen von Henking und Blochmann).

ch Chorion, *d* Dorsalseite des Eies, *dh* Dotterhäutchen, *do* Nahrungsdotter, *g* Gallertaufsatz über der Micropyle, *k* oberflächliche Plasmarinde (sog. Keimhautblastem), *m* Micropyle, *p* männlicher und weiblicher Pronucleus vor der Copulation, *r* Richtungskörper, *v* Ventralseite des Eies.

2. Furchung und Blastodermbildung.

Die Furchung verläuft bei den Insecten[1]) ganz allgemein nach dem bei den Arthropoden so sehr verbreiteten reinen superficiellen Typus (vgl. oben pag. 316). Der (bei den befruchteten Eiern aus der Vereinigung des Spermakerns mit dem ♀ Pronucleus hervorgegangene) erste Furchungskern rückt nach dem Inneren des Eies, um sich daselbst auf dem Wege der indirecten Kerntheilung zu vermehren (vgl. Fig. 473 *A*, pag. 766 und Fig. 516 *A*, *B*, *C*, *f*, pag. 845). Die Entstehung zahlreicher Furchungskerne als Abkömmlinge des ersten ist nur bei kleinen dotterarmen Insecteneiern (Aphiden, Cecidomya, Gallwespen) direct verfolgt worden. Doch kann es auch für die grösseren, nahrungsdotterreichen Eier der übrigen Insecten kaum zweifelhaft sein, dass jene zahlreichen Furchungskerne, welche sich bald nach der Eiablage im Inneren des Eies, zwischen Nahrungsdotterkugeln zerstreut und von einem sternförmigen Protoplasmahofe umhüllt vorfinden und welche die Bildungselemente des Blastoderms darstellen, thatsächlich durch indirecte Kerntheilung aus dem ersten Furchungskern hervorgegangen sind. Es ist zwar vermuthungsweise von Tichomiroff für das Ei des Seidenspinners und bestimmter von Henking (No. 39) für Musca die Entstehung dieser Kerne in den zwischen Dottermassen zerstreuten Plasmainseln durch freie Kernbildung behauptet worden. Doch scheint uns diese Ansicht durchaus unhaltbar. Gegen dieselbe spricht die Beobachtung Blochmann's (No. 5), wonach bei Musca sämmtliche Furchungskerne gleichzeitig sich dem Theilungsacte unterziehen (Fig. 472 *C*), was darauf hindeutet, dass wir in denselben eine Generation gleichaltriger Abkömmlinge des ersten Furchungskernes vorliegen haben; vor Allem aber sprechen dagegen die oben angeführten, an kleinen, der directen Beobachtung zugänglichen Insecteneiern gefundenen Thatsachen.

Nach Weismann (No. 89) theilt sich der erste Furchungskern bei Rhodites rosae und Biorhiza aptera (Gallwespen) zunächst in zwei Kerne, welche nach der Richtung der Längsaxe des Eies auseinanderrücken und nach ihrer Lagerung als vorderer und hinterer Polkern bezeichnet werden. Während der vordere Polkern nun längere Zeit inactiv bleibt, entstehen durch eine Art von Knospung (?) vom hinteren Polkern aus zahlreiche Kerne, welche an der Bildung des Blastoderms sich betheiligen. Von dem vorderen Polkerne dagegen sollen nach vollendeter Blastodermbildung durch Theilung die Kerne der sog. inneren Keimzellen oder Dotterzellen hervorgehen.

Die Vorgänge der Blastodermbildung an grösseren und dotterreichen Insecteneiern wurden zuerst von Bobretzky (No. 6) und Graber (No. 149) mit Hülfe der Schnittmethode eingehender verfolgt. In neuerer Zeit sind besonders die Beobachtungen Blochmann's (No. 5) für Musca von Wichtigkeit geworden, mit denen die Befunde von Heider (No. 38) an Hydrophilus übereinstimmen. Die Furchungskerne liegen zunächst im Centrum des Eies ungefähr in der Längsaxe desselben (Fig. 473 *A*). Jeder dieser Kerne (*f*) ist von einer sternförmigen Protoplasmamasse

[1]) Uljanin (No. 83) glaubt, dass bei den Poduriden eine totale und äquale Furchung vorkomme. Dagegen scheint aus den Untersuchungen Lemoine's hervorzugehen, dass auch hier die Furchung eine superficielle sei. Den gleichen Schluss glaubt Grassi (No. 33) aus den Verhältnissen des Nahrungsdotters späterer Stadien für Japyx ziehen zu können.

umgeben und daher ist das Ganze einer amöboiden Wanderzelle nicht unähnlich. Da jedoch alle diese Plasmainseln durch ein feines Netzwerk von Ausläufern verbunden sind, so stellen alle diese im Inneren des Dotters befindlichen Zellen ein Syncytium dar. Wenngleich daher eine Abgrenzung zwischen diesen Bildungscentren noch nicht vorhanden ist, so werden sie doch schon — wenn auch incorrecter Weise — als Furchungszellen bezeichnet.

In späteren Stadien rücken diese „Furchungszellen" etwas mehr gegen die Oberfläche des Eies und ordnen sich in einer Sphäre an (Fig. 472 *A*, 473 *B*), welche der letzteren ungefähr parallel ist. Man findet sie daher an Querschnitten durch das Ei kreisförmig (Fig. 472 *A*) angeordnet. Allmählich erreichen sie unter fortschreitenden Theilungsprocessen die Oberfläche des Eies und verschmelzen mit dem daselbst befindlichen Keimhautblastem (Fig. 472 *B*, 473 *C*). Nun erfolgt die Theilung in einzelne, den Furchungskernen entsprechende Zellterritorien (Fig. 472 *C*, 473 *D*) durch das Auftreten von Furchen, welche von der Oberfläche des Eies aus nach der Tiefe dringen und allmählich das ganze Keimhautblastem durchsetzen. Nachdem auf diese Weise die Oberfläche des Eies mit einem Epithel (Blastoderm) bedeckt wurde, erfolgt bei manchen Insecten (Chironomus, Musca, Hydrophilus) die Ausscheidung eines sogenannten inneren Keimhautblastems (*i* in Fig. 472 *D*), d. h. einer Schicht von Plasma, welches gröbere Körnchen enthält und sich zwischen dem Blastoderm und der Oberfläche der centralen Nahrungsdottermasse ansammelt. Durch Aufnahme dieser Plasmaschicht gewinnen die Blastodermzellen an Höhe und stellen nun ein cubisches oder Cylinderepithel dar, welches die Oberfläche des Eies continuirlich überdeckt.

Die Stelle, an welcher die Furchungszellen zuerst die Oberfläche des Eies erreichen, ist für die einzelnen Gruppen der Insecten verschieden. Bei Musca macht sich die Blastodermbildung nach Graber zunächst am hinteren

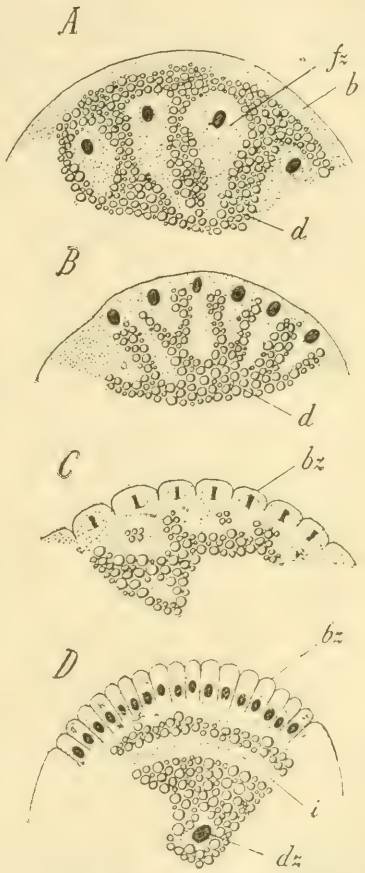


Fig. 472. Vier aufeinanderfolgende Stadien der Blastodermbildung von Musca vomitoria (nach Blochmann). Die Zeichnungen stellen Segmente von Querschnitten durch das Fliegenei dar.

A die Kerne der Furchungszellen haben sich parallel zur Oberfläche des Eies geordnet. *B* die Furchungszellen verschmelzen mit dem Keimhautblastem. *C* die Oberfläche wird durch Einkerbungen gefurcht; sämmtliche Kerne der Blastodermzellen in Theilung begriffen. *D* die die Blastodermzellen stellen ein hohes Cylinderepithel dar.

b Keimhautblastem, *bz* Blastodermzellen, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *fz* sog. Furchungszellen, *i* inneres Keimhautblastem.

Eipole bemerkbar, während bei Apis (nach Kowalevsky), Pieris (nach Bobretzky No. 6) und Chironomus (nach Weismann No. 89) die ersten Blastodermzellen am vorderen Eipole bemerkt werden. Bei Hydrophilus (Heider No. 38) beginnt die Blastodermbildung im Bereiche eines queren, mittleren Gürtels (Fig. 473 *D*), welcher dem hinteren Eipole etwas genähert erscheint, und findet an den Polen des Eies zuletzt statt. Bei Blatta (nach Wheeler) und Gryllotalpa (nach Korotneff) werden die ersten blastodermbildenden Zellen an der Oberfläche der späteren Ventralseite bemerkbar. Da an dieser Seite der Keimstreif zur Anlage kommt, so erinnert das frühzeitige Erscheinen der Blastodermzellen an derselben an die bei den Crustaceen manchmal vorkommende vorzeitige Ausbildung des Blastoderms entsprechend der embryonalen Keimzone (vgl. oben pag. 319). Aehnliche Verhältnisse zeigt auch Oecanthus nach Ayers (No. 1).

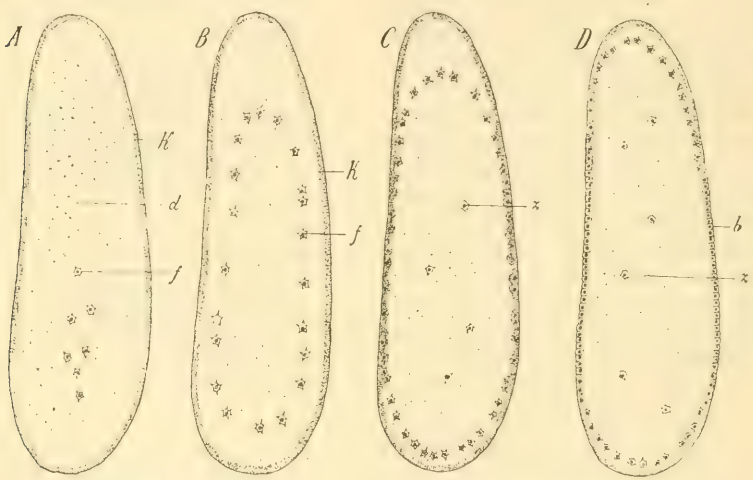


Fig. 473. Blastodermbildung bei Hydrophilus (nach Heider).
b ausgebildetes Blastoderm, *d* Nahrungsdotter, *f* sog. Furchungszellen, *k* Keimhautblastem, *z* Dotterzellen.

Eine von der als Regel geschilderten etwas abweichende Bildungsweise des Blastoderms wurde bei einigen Orthopteren beobachtet (Blatta und Gryllotalpa). Während im Allgemeinen die „Furchungszellen" sich im Inneren des Nahrungsdotters so rasch vermehren, dass sie in dichtgedrängter Lagerung die Oberfläche des Eies erreichen und hier sogleich ein geschlossenes Epithel constituiren, ist dies bei Gryllotalpa (nach Weismann No. 89 und Korotneff No. 47), sowie bei Blatta (nach Wheeler No. 95) nicht der Fall. Hier treten schon die ersten, in geringer Zahl vorhandenen „Furchungszellen" an die Oberfläche der ventralen Seite des Eies und vermehren sich daselbst, so dass es zur vorübergehenden Ausbildung einzelner, von einander getrennter Zellinseln kommt. Erst in späteren Stadien verbreiten sich die durch Theilung vielfach vermehrten Furchungszellen gleichmässig über die ganze Oberfläche des Eies. Es wurde für die hierbei vor sich gehenden Theilungsvorgänge der Zellen von Wheeler für Blatta behauptet, dass (ebenso wie später in der Serosa) die Kerntheilung nicht eine mitotische, sondern eine directe, auf Durchschnürung beruhende sei. Die Vertheilung der

Blastodermzellen an der Oberfläche erfolgt hier nach Art der amöboiden Wanderzellen.

Von Wichtigkeit ist die Frage der ersten Entstehung der sogenannten Dotterzellen oder Vitellophagen. Es wurde im Allgemeinen beobachtet, dass nicht sämmtliche „Furchungszellen" sich nach der Oberfläche begeben, um sich an der Blastodermbildung zu betheiligen, sondern dass einige „Furchungszellen" im Inneren des Dotters zurückbleiben (Fig. 472 *D*, *dz* und 473 *C*, *D*, *z*), sich daselbst vermehren und, indem sie sich gleichmässig im Dotter zerstreuen, zu den sogenannten Dotterzellen werden, deren Aufgabe es ist, die Nahrungsdottermasse zu verflüssigen und der Assimilation entgegenzuführen. Die Entstehung der Dotterzellen aus den im Inneren zurückbleibenden Furchungszellen wurde unter anderen neuerdings von Kowalevsky, Blochmann, F. Schmidt und Graber (No. 28) für Musciden, von Wheeler für Doryphora, von Heider für Hydrophilus bestimmt beobachtet. Dagegen haben Patten für das Ei einer Phryganide (Neophylax) und Wheeler für Blatta nachgewiesen, dass bei diesen Formen sämmtliche „Furchungszellen" an der Blastodermbildung Theil nehmen, so dass ein Stadium existirt, in welchem die Oberfläche des Eies vom Blastoderm bedeckt ist, während im Inneren keine Zellen (resp. Kerne) mehr vorhanden sind. Hier treten die sogenannten Dotterzellen erst später auf, indem einzelne Blastodermzellen wieder in das Innere wandern. Da wir später sehen werden (vgl. unten pag. 813), dass auch bei den ersterwähnten Formen eine secundäre Vermehrung der Dotterzellen durch Einwanderung aus dem Blastoderm (resp. vom Keimstreif aus) stattfindet, so repräsentiren jene Formen, bei denen sämmtliche Furchungskerne die Oberfläche erreichen, und die Einwanderung der Dotterzellen erst später stattfindet, vielleicht das ursprünglichere Verhalten, während bei den meisten Insecten eine Art Abkürzung des Entwicklungsganges sich in der Weise geltend macht, dass ein Theil der Dotterzellen von Anfang an im Inneren verbleibt. Vgl. hierzu die Bildung von Dotterzellen bei den Crustaceen (pag. 345), Arachnoiden (pag. 572—574) und Myriopoden (pag. 727).

Auch für die Aphiden wurde von Will (No. 97) die Entstehung der Dotterzellen durch ausschliessliche Einwanderung von dem sich bildenden Blastoderm aus behauptet.

Im Allgemeinen haben die Blastodermzellen anfangs sämmtlich die gleiche Gestalt und Grösse. Eine Ausnahme hiervon machen die Eier der Dipteren, insofern bei ihnen die später zu besprechenden sog. Polzellen (pag. 845), welche die frühzeitig sich differenzirende Genitalanlage repräsentiren, Elemente darstellen, die in einem gewissen Momente zwar dem Blastoderm eingefügt sind, aber sich von den Blastodermzellen durch ihre Grösse und ihren Inhalt unterscheiden. (Vgl. unten pag. 845, Fig. 516 *G*, *pz* und pag. 846, Fig. 517 *B*, *p*.)

3. Bildung der Embryonalanlage und der Embryonalhäute.

A. Ueber den Keimstreif und die Keimhüllen im Allgemeinen.

Die Embryonalanlage der Insecten hat im Allgemeinen — wie dies bei den Arthropoden überhaupt vielfach vorkommt — die Gestalt einer meist längs der Ventralseite des Eies sich hinziehenden, gestreckten, streifenförmigen Verdickung, welche als Keimstreif oder Embryonalstreif bezeichnet zu werden pflegt (Fig. 476 *E*). In den meisten Fällen sind an demselben durch quere, aufeinanderfolgende Furchen bereits

die Grenzen der späteren Körpersegmente angedeutet. An einem Querschnitte durch den Keimstreifen der Insecten (Fig. 475 *B* und *C*) kann man erkennen, dass derselbe mehrschichtig ist. Er besteht[1]) aus einer äusseren Zellenlage, dem Ectoderm (*ec*), und einer inneren Schichte, welche das Entoderm und Mesoderm enthält, und, so lange diese beiden Keimblätter noch nicht scharf von einander zu unterscheiden sind, mit einem von Kowalevsky eingeführten Namen als „unteres Blatt" bezeichnet wird (*u*).

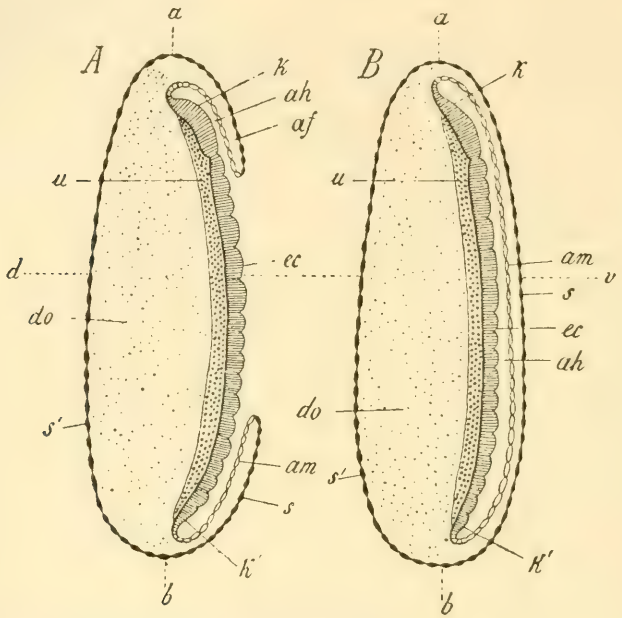


Fig. 474. Zwei schematische Medianschnitte durch einen Insectenembryo, zur Darstellung der Entwicklung der Embryonalhüllen.

In *A* ist der Keimstreif (*k k'*) noch nicht vollständig von der Amnionfalte überwachsen. In *B* haben sich die Amnionfalten mit einander vereinigt und den Keimstreif vollständig überwachsen.

a vorderer, *b* hinterer Eipol, *v* Ventralseite, *d* Dorsalseite, *af* Amnionfalte, *ah* Amnionhöhle, *am* Amnion, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *k* Kopfende des Keimstreifs, *k'* Hinterende des Keimstreifs, *s* aus der Amnionfalte hervorgegangener Theil der Serosa, *s'* aus dem unveränderten Blastoderm hervorgegangener Theil der Serosa, *u* unteres Blatt.

Es ist ein für die Insecten[2]) charakteristisches, dagegen bei den übrigen Arthropoden nur selten (beispielsweise bei den Scorpionen

[1]) Es wird demnach hier bei den Insecten mit dem Namen „Keimstreif" die gesammte Embryonalanlage zum Unterschiede von den provisorischen Theilen des Eies, als welche der Nahrungsdotter mit seinen Vitellophagen, sowie die Embryonalhüllen betrachtet werden müssen, bezeichnet. Eine derartige Verwendung des Terminus „Keimstreif" ist die bei den Arthropoden im Allgemeinen gebräuchliche. Es muss aber hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass man bei den Hirudineen (vgl. oben pag. 215) diesen Terminus in einem anderen Sinne verwendet, indem dort nur ein Theil der Embryonalanlage darunter verstanden wird. Ja, gelegentlich wird der Ausdruck „Keimstreif" wohl auch für gleichbedeutend mit „Mesodermstreifen" gebraucht.

[2]) Nach den Angaben der Autoren muss man annehmen, dass bei den Apterygogenea zellige Embryonalhüllen nicht vorhanden sind. Nach Uljanin (No. 83) sollen sie

vgl. oben pag. 539, Fig. 345) vorkommendes Verhalten, dass der Keimstreif nicht an der Oberfläche des Eies gelagert ist, sondern durch eine von seinen Rändern sich erhebende Faltenbildung (Fig. 474 *A af* u. 475 *B af*), die Amnionfalte, überwachsen wird, so dass er dann etwas unter die Oberfläche des Eies versenkt erscheint. Indem die Amnionfalten sich von allen Seiten über den Keimstreif ausdehnen, wird eine unter denselben gelegene, durch Einstülpung der äusseren Oberfläche des Eies entstandene Höhle gebildet, die Amnionhöhle (*ah*), welche, wenn die Amnionfalten den Keimstreif vollständig überwachsen und sich mit einander vereinigt haben, nach Aussen zu vollständig abgeschlossen erscheint.

Die Amnionfalten überwachsen demnach den Keimstreif vollständig (Fig. 474 *B* und 475 *C*); sie stellen die Embryonalhüllen dar. Der Keimstreif erscheint nach ihrer Ausbildung von einer doppelten, zelligen (aus einem Epithel bestehenden) Hülle überwachsen. Wir unterscheiden die äussere dieser beiden Hüllen, welche aus

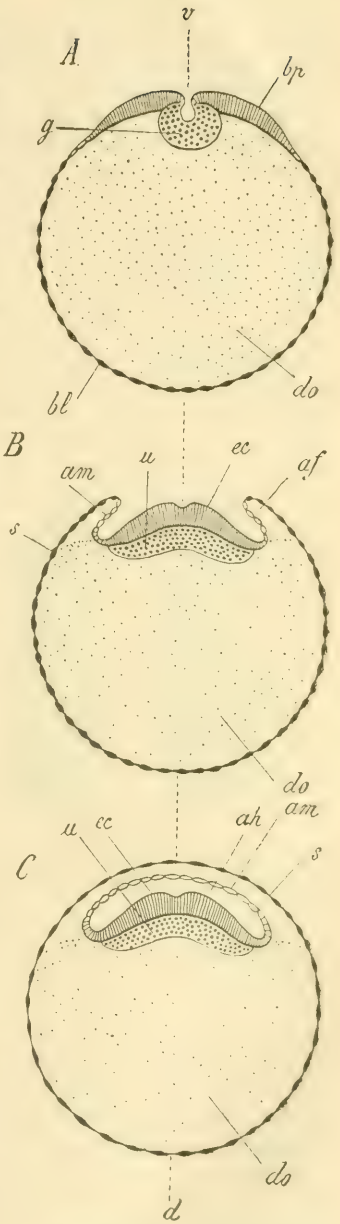


Fig. 475. Schematische Querschnitte durch drei aufeinander folgende Stadien der Keimstreif- und Embryonalhüllenbildung des Insectenembryos.

A Bildung der Bauchplatte (*bp*) und der Gastrulaeinstülpung (*g*). *B* Erhebung der Amnionfalten (*af*). *C* vollständige Ueberwachung des Keimstreifs durch die Amnionfalten. *v* Ventralseite, *d* Dorsalseite, *af* Amnionfalten, *ah* Amnionhöhle, *am* Amnion, *bl* Blastoderm, *bp* Bauchplatte, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *g* Gastrulaeinstülpung, *s* Serosa, *u* unteres Blatt.

---

den Poduriden fehlen. Dagegen soll hier eine cuticulare Larvenhaut zur Entwicklung kommen, wie sie bei anderen Arthropodengruppen (Arachnoiden, Myriopoden, vgl. z. B. pag. 543, 587, 623, 732 und 740), sich vielfach findet. Die Entwicklung einer cuticularen Larvenhaut, welche mit Höckern zur Sprengung der Eihäute besetzt sein kann, ist durch die Beobachtungen von Sommer (No. 76) und Lemoine (No. 51) bestimmt nachgewiesen. Ja, es scheint, dass der Embryo der Poduriden vor dem Ausschlüpfen mehrere Häutungen durchmacht. Man möchte hieraus auf den Mangel der Amnionfalten schliessen. Grassi (No. 33), welcher bei Japyx ein in ähnlicher Weise auch den Poduriden zukommendes Dorsalorgan beobachtete, glaubt hierin einen Beweis für das Vorhandensein von Amnionfalten zu erblicken. Da jedoch bei den Poduriden dies Dorsalorgan schon in den frühesten Stadien der Keimstreifbildung zur Entwicklung kommt, so wird es zweifelhaft, ob wir dasselbe mit dem bei der Involution der Serosa sich entwickelnden Dorsalorgan der höheren Insecten (vgl. unten pag. 801 ff.) vergleichen dürfen. Es müssen demnach über diese Verhältnisse noch weitere Untersuchungen abgewartet werden.

dem äusseren Blatte der Amnionfalte hervorgegangen ist, als Serosa (*s*). Dieselbe geht continuirlich in jenen unveränderten Theil des Blastoderms über, welcher an der Keimstreifbildung und Keimhüllenbildung keinen Antheil hatte (Fig. 474 *s'*) und welcher die Oberfläche des Nahrungsdotters bedeckt. Gewöhnlich wird nach vollendeter Keimhüllenbildung auch dieser Theil des Blastoderms mit zur Serosa gerechnet, so dass wir in diesem Sinne sagen können: die Serosa bildet einen allseitig geschlossenen, aus Plattenepithel bestehenden Sack, welcher die ganze Oberfläche des Eies bedeckt (Fig. 475 *C*, *s*) und mit einem Theile über die Oberfläche des Nahrungsdotters, mit einem anderen Theile über den Keimstreif hinwegzieht[1]).

Die innere der beiden den Keimstreif überdeckenden Hüllen, welche aus dem inneren Blatte der Amnionfalte hervorgegangen ist, wird als Amnion (Fig. 474, 475 *am*) bezeichnet. Dieselbe geht an den Rändern des Keimstreifs continuirlich in das Ectoderm des letzteren über. Dieser Uebergang ist in den meisten Fällen ein ganz allmählicher. Das Amnion

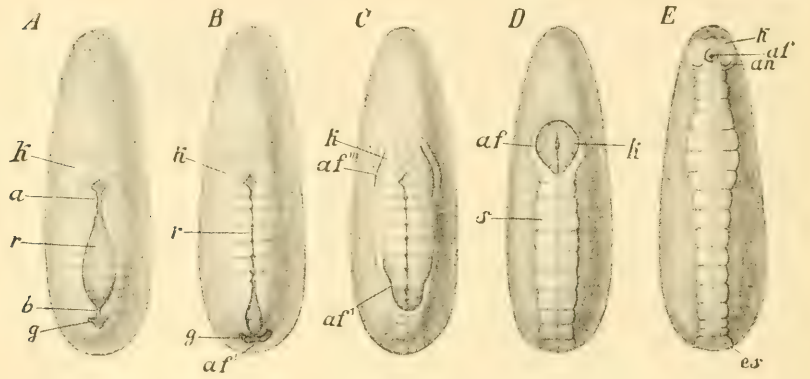


Fig. 476. Ventralansicht von fünf Entwicklungsstadien von Hydrophilus (nach Heider, aus Lang's Lehrbuch). Das Vorderende ist nach oben gerichtet.

a und *b* Stellen, an denen der Blastoporus sich schliesst, *af* Rand der Amnionfalte, *af'* Schwanzfalte, *af''* paarige Kopffalte des Amnions, *an* Antenne, *es* Endsegment, *g* grübchenförmige Einstülpung (Anlage der Amnionhöhle), *k* Kopflappen, *r* rinnenförmige Einstülpung, *s* vom Amnion überdeckter Theil des Keimstreifs.

und das Ectoderm (*ec*) des Keimstreifs bilden demnach zusammen einen allseitig geschlossenen Epithelsack, dessen Lumen die Amnionhöhle darstellt.

Seiner ersten Entstehung nach ist der Keimstreif auf eine Verdickung des Blastoderms im Bereiche der Ventralseite des Eies zurückzuführen (Fig. 475 *A*, *bp*). Während — wie wir oben (pag. 767) erwähnt haben — die Blastodermzellen ursprünglich auf der ganzen Oberfläche des Eies gleiche Gestalt und Grösse aufwiesen, macht sich bald eine Differenz derart geltend, dass die Zellen der Rückenseite sich zur Bildung eines dünnen Plattenepithels abflachen, während die der Ventralseite angehörigen Zellen sich dicht aneinander drängen, prismatische

[1]) Es verdient erwähnt zu werden, dass Graber (No. 27) bei Melolontha nach vollendeter Ausbildung der Embryonalhüllen die Abscheidung einer Cuticula von der äusseren Fläche der Serosa beobachtet hat. Wir dürften vielleicht diesen Vorgang mit der Ausbildung der Blastodermcuticula bei den Crustaceen und anderen Arthropoden in eine gewisse Parallele stellen.

Gestalt annehmen und so ein hohes Cylinderepithel constituiren. Die auf diese Weise entstandene Verdickung des Blastoderms im Bereich der Ventralseite, welche ihrer Ausdehnung nach die erste Anlage des Keimstreifs repräsentirt, wurde von Balfour als Bauchplatte (Ventral plate) bezeichnet (Fig. 475 *A*, *bp*). Indem sich die in der Medianlinie gelegenen Theile der Bauchplatte nach Innen einstülpen (*g*), geben sie zur Bildung des unteren Blattes Anlass. Diese Einstülpung, welche in einem gewissen Stadium eine nach der ganzen Länge der Keimstreifanlage etablirte, in der Medianlinie gelegene Rinne darstellt (Fig. 476 *A* und *B*), muss als die Gastrula-Einstülpung der Insecten (vgl. Genaueres hierüber weiter unten pag. 806 ff.) betrachtet werden. Das durch diese Einstülpung gelieferte untere Blatt (Fig. 475 *B* und *C*, *u*) breitet sich sodann unter der gesammten Bauchplatte aus. Die Ränder der Bauchplatte werden durch die sich erhebende Amnionfalte begrenzt (Fig. 475 *B*, Fig. 476 *C*).

Es muss erwähnt werden, dass die Bauchplatte nicht in allen Fällen eine vom ersten Anfange an einheitliche Bildung ist, sondern dass sie in einzelnen Fällen aus mehreren gesonderten Anlagen hervorgeht. So wurde von F. Schmidt für Musca und von Heider für Hydrophilus darauf hingewiesen, dass bei diesen Formen das vordere und hintere Ende des Keimstreifs zuerst angelegt werden, während die mittleren Parthien erst später zur Ausbildung gelangen. Ein weiteres, ursprünglich selbstständiges Element des Keimstreifs bilden bei Hydrophilus die Anlagen der Kopflappen (Fig. 476 *A*, *k*), für welche auch bei den Aphiden von Will (No. 97) eine selbstständige Entstehung beobachtet wurde. Erst secundär vereinigen sich diese ursprünglich gesonderten Bildungsheerde zur gemeinsamen Anlage des Keimstreifs.

Die seitliche Abgrenzung des Keimstreifs erscheint durch die Erhebung der Amnionfalten gegeben. Da bei dem Eintritt derselben das Amnion aus ziemlich hohen Zellen besteht und diese Hülle auch später ihrem histologischen Charakter nach dem Ectoderm des Keimstreifs näher steht, als der Serosa, so haben einige Forscher eine nähere Zusammengehörigkeit des Amnions und Keimstreifs angenommen. Will betrachtet das Amnion direct als einen Theil des Keimstreifs, und auch Graber (No. 30) leitet das Amnion von dem verdickten Epithel der Bauchplatte ab.

Wir haben uns hinsichtlich der Verwendung des Terminus „Keimstreif" dem gewöhnlichen Gebrauche angeschlossen, wonach darunter die segmentirte und bereits mehrschichtige (aus Ectoderm und unterem Blatt bestehende) Embryonalanlage verstanden wird. Es ist aber gewiss, dass man in weiterem Sinne diesen Ausdruck — wie dieses neuerdings Graber (No. 30) urgirt hat — auch auf die Embryonalanlage früherer Stadien, an welchen die Segmentirung und Keimblätterbildung noch nicht eingetreten ist, anwenden kann, vorausgesetzt, dass sich die Embryonalanlage als solche von den übrigen Theilen des Eies bereits deutlich abgrenzt.

Der Keimstreif zeigt zunächst von dem Momente seiner Entstehung an ein stetig fortschreitendes Längenwachsthum (vgl. Fig. 476 *A*—*E*). Er streckt sich dabei in vielen Fällen derart, dass er nicht bloss die Ventralseite des Eies bedeckt, sondern dass sein vorderes und hinteres Ende auf die Dorsalseite des Eies hinübergeschlagen erscheinen. Dieses Uebergreifen der Keimstreifenden auf die Rückenseite kann in einzelnen Fällen (Phryganeen, Chironomus) so weit gehen, dass das vordere und hintere Ende des

Keimstreifs einander fast bis zur Berührung genähert erscheinen (vgl. pag. 782, Fig. 483). Der Keimstreif erscheint demnach in diesen früheren, ungefähr der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung angehörigen Stadien in der Regel dorsalwärts eingekrümmt. In den späteren Stadien macht sich meist im Anschlusse an die in Folge der Organentwicklung complicirtere Gestaltung des Keimstreifs eine auf Zusammenziehung beruhende Verkürzung desselben geltend, so dass zum Schlusse die Mundöffnung am vorderen Eipole, die Afteröffnung dagegen in der Nähe des hinteren Eipoles gelagert erscheint (pag. 785, Fig. 485 *m* und *an*). Diese Lagebeziehung ist für die Insectenembryonen späterer Stadien eine ungemein typische. Die Embryonalanlage erscheint nun nicht mehr dorsalwärts eingekrümmt, sondern gestreckt. Vielfach macht sich sogar eine Krümmung im entgegengesetzten Sinne geltend, insofern der hinterste Abschnitt des Embryo's nun ventralwärts eingeschlagen erscheint (Phryganiden, Lepidopteren, Hydrophilus, Blatta u. A. pag. 784, Fig. 484 *C* und pag. 785, Fig. 485 *B*).

Graber (No. 30) hat neuerdings darauf hingewiesen, dass man die Insecten nach der Ausdehnung und dem Längenwachsthume des Keimstreifs in zwei Gruppen trennen kann, insofern bei den einen die oben angedeuteten Verhältnisse des Anwachsens der Embryonalanlage vorherrschen, während bei anderen Formen (z. B. Blatta, Stenobothrus) die Embryonalanlage vom ersten Anfange an sich nur über eine ganz kurze Strecke der Eiperipherie ausdehnt und auch während der ganzen späteren Entwicklung niemals in der Weise anwächst, wie dieses bei den ersterwähnten Formen der Fall ist. Bei den Formen mit kurzem Keimstreif macht sich natürlich die dorsale Einkrümmung in den früheren Stadien nicht bemerkbar. Der Keimstreif erscheint gerade gestreckt. Ebenso ist das Längenwachsthum der Embryonalanlage während der ganzen Eientwicklung ein mehr gleichmässig fortschreitendes. Eine Verkürzung macht sich in den späteren Stadien nicht bemerkbar. Man könnte sonach die Insecten in solche mit anfangs langgestrecktem, später sich verkürzenden Keimstreif und in solche mit anfangs kurzem und verhältnissmässig kurz bleibendem Keimstreif unterscheiden. Indess will es uns scheinen, dass dieser Unterscheidung keine Differenzen von principieller Bedeutung zu Grunde liegen.

B. Unterscheidung des superficiellen und des immersen Keimstreifs.

Die oben (pag. 768 u. ff.) gegebene allgemeine Schilderung der Lagebeziehungen und Entstehungsweise des Keimstreifs und der Embryonalhüllen kann nur für einen Theil der Insecten nähere Gültigkeit beanspruchen. Die geschilderten Verhältnisse treffen annähernd bei manchen Orthopteren (Blatta), den Phryganiden, Lepidopteren, Hymenopteren, manchen Dipteren (Chironomus) und zum Theil bei den Coleopteren zu. Im Einzelnen ergiebt sich allerdings eine Fülle von später genauer zu erwähnenden Variationen, welche sich auf die Gestalt des Eies, Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters, sowie zum Theil auf die rudimentäre Beschaffenheit der Embryonalhüllen zurückführen lassen. In anderen Insectengruppen (Pseudoneuropteren, Hemipteren) dagegen finden wir Verhältnisse der Entstehung des Keimstreifs und der Embryonalhüllen, sowie der anfänglichen Lagerung des Keimstreifs, welche sich von den oben der Klarheit der Darstellung

halber zum Ausgangspunkt gewählten weiter zu entfernen scheinen. Wir müssen auf alle diese Verhältnisse jetzt im Detail zurückkommen.

Wie aus der oben geschilderten Entstehung der Amnionfalte (pag. 768 ff., Fig. 474, 475 *af*) hervorgeht, enthält dieselbe in ihrem Inneren einen Spaltraum, welcher gegen die Oberfläche des Nahrungsdotters geöffnet erscheint. Es können demnach Nahrungsdotterkügelchen in diesen Spaltraum eindringen und denselben vollkommen erfüllen (Fig. 477). Dann werden Amnion und Serosa durch einen ziemlich breiten, mit Nahrungsdotter erfüllten Zwischenraum von einander getrennt, während in anderen Fällen, in denen dieses Eindringen des Nahrungsdotters in den Spalt nicht stattfindet, Amnion und Serosa einander direct berühren. Wir können demnach, wenn wir den Abstand der beiden Embryonalhüllen von einander in's Auge fassen, die Insecteneier in zwei Gruppen trennen:

1) in solche mit oberflächlichem oder superficiellem Keimstreif, bei denen ein Eindringen von Nahrungsdotterelementen in den Raum zwischen Amnion und Serosa nicht stattgefunden hat. Der Keimstreif hat hier eine verhältnissmässig oberflächliche Lagerung (pag. 768, Fig. 474, 475; pag. 780, Fig. 482 *A*; pag. 785, Fig. 485).

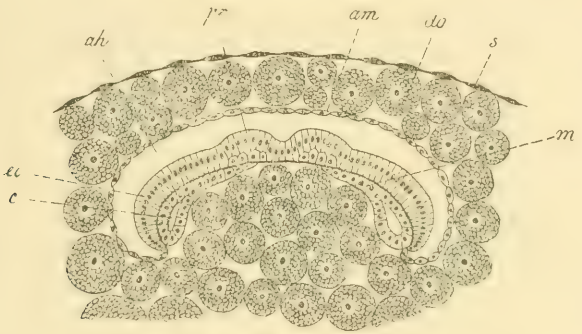


Fig. 477. Lepidopterenkeimstreif im Querschnitt (combinirtes Bild nach Bobretzky und Hatschek).

ah Amnionhöhle, *am* Amnion, *c* Cölomhöhle, *do* Nahrungsdotter (in einzelne, kernhaltige Dotterschollen zerfurcht), *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm, *pr* Primitivwülste der Bauchganglienkette, *s* Serosa.

2) in solche mit versenktem oder immersem Keimstreif, bei denen zwischen Amnion und Serosa ein von Nahrungsdotterpartikelchen erfüllter Zwischenraum sich findet. Bei diesen Eiern erscheint der Keimstreif im Verhältniss zu denen des ersten Typus tiefer in das Innere des Eies versenkt (Fig. 477; Fig. 478 *C—E*; pag. 784, Fig. 484).

Superficiell ist der Keimstreif bei vielen Orthopteren (Oecanthus, Gryllotalpa, Blatta, Mantis), bei manchen Hemipteren (Corixa), bei den Phryganiden, Dipteren und Hymenopteren. Auch bei den Coleopteren erscheint der Keimstreif im grössten Theil seiner Ausdehnung als ein superficieller; nur das hintere Ende desselben ist in den Anfangsstadien immers. Ein immerser Keimstreif kommt den Libelluliden, manchen Hemipteren (Pyrrhocoris), manchen Orthopteren (Stenobothrus) und den Lepidopteren zu.

C. Unterscheidung des invaginirten und des überwachsenen Keimstreifs [1]).

In Hinsicht auf die Art der Entstehung des Keimstreifs und auf die Lagerungsverhältnisse desselben machen sich bei den Insecten zwei einander gegenüberstehende, aber durch Uebergänge mit einander verbundene Typen geltend. In dem einen Falle wird die Bauchplatte in das Innere des Eies eingestülpt, in dem anderen wird sie von den an ihren Rändern sich erhebenden Amnionfalten überwachsen.

Bei der **Bildung des Keimstreifs durch Invagination**, für welche uns die Libelluliden (nach Brandt No. 7) ein Beispiel abgeben, entsteht die erste Anlage des Keimstreifs in der Form einer wenig umfangreichen, ventralwärts in der hinteren Hälfte des Eies gelegenen Blastoderm-

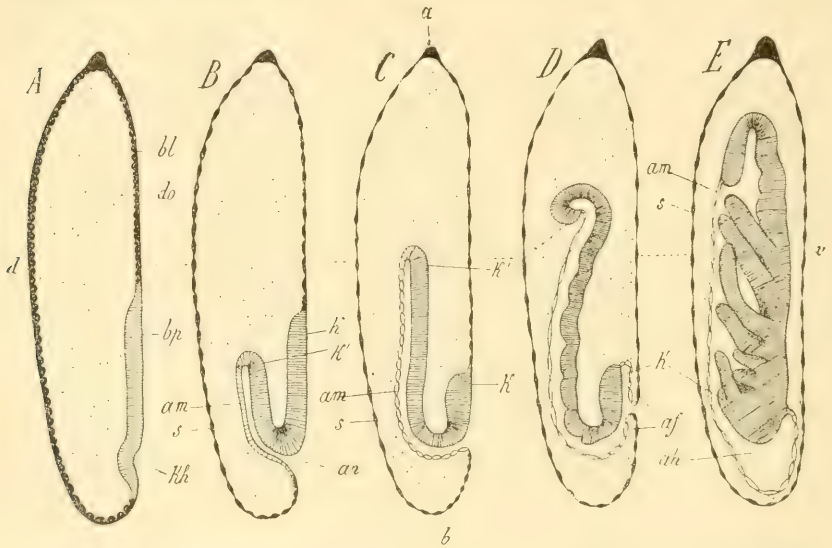


Fig. 478. Fünf schematische Medianschnitte, zur Darstellung der Entwicklung des Libellulideneies (nach Brandt).

A—C Entwicklung des Keimstreifs (*k k'*) durch Einstülpung. *D* Entwicklung der das Kopfende des Keimstreifs überwachsenden Amnionfalten (*af*). *E* Verschluss der Mündung der Amnionhöhle.

v Ventralseite, *d* Dorsalseite, *a* vorderer, *b* hinterer Eipol, *af* Amnionfalte, *ah* Amnionhöhle, *am* Amnion, *bl* Blastoderm, *bp* Bauchplatte, *do* Nahrungsdotter, *k* Kopfende des Keimstreifs, *k'* Analende des Keimstreifs, *kh* Keimhügel oder beginnende Einstülpung, *s* Serosa.

verdickung (Bauchplatte) (Fig. 478 *A bp*, Fig. 479 *A*), in deren hinterem Abschnitte sich bald ein Einstülpungsprocess (Fig. 478 *A kh*) geltend macht. Das Lumen dieser Einstülpung ist die erste Anlage der Amnionhöhle (Fig. 478 *B ah*), während die Wand derselben in ihrem verdickten

[1]) Auf dieser Unterscheidung beruht die Trennung der Insecten in solche mit innerem und äusserem Keimstreif (Innenkeimer und Aussenkeimer oder entoblastische und ectoblastische Formen Graber). Neuerdings hat Graber für diese Categorien die Bezeichnungen: Entoptychische und ectoptychische Keimbildung vorgeschlagen. Wir sehen von dem Gebrauche dieser Termini ab, weil durch dieselben eine Verwechslung mit den oben (pag. 772) unterschiedenen Categorien des superficiellen und immersen Keimstreifs nicht ausgeschlossen ist.

ventralen Theil (*k'*) zur Bildung des Keimstreifs, in ihrem dorsalen verdünnten Theil zur Bildung des Amnions (Fig. 478 *B*, *C*, *am*) aufgebraucht wird. Das blinde Ende der Einstülpung bezeichnet das spätere Analende des Keimstreifs (*k'*). Da diese Einstülpung aber im Ei von hinten nach vorne wächst, so ergiebt sich, dass der Keimstreif im Verhältniss zu seiner späteren Lagerung ursprünglich entgegengesetzt orientirt erscheint. Sein Hinterende ist nach vorne gerichtet, während sein Kopfende nahe dem hinteren Eipole gelegen erscheint. Ebenso ist auch jene Fläche des Keimstreifs, welche später zur ventralen wird, anfangs gegen die Dorsalseite des Eies gewendet. Um den Keimstreif in die definitiven Lagerungsverhältnisse zu bringen, bedarf es des Processes der Umrollung, welcher unten genauer geschildert werden soll.

Es muss erwähnt werden, dass bei den Eiern dieses Bildungstypus das durch die Ausbreitung der Kopflappen gekennzeichnete Vorderende des Keimstreifs (Fig. 478 *C*, *D*, *k*) sich an dem erwähnten Einstülpungsprocesse nicht betheiligt. Es bleibt an der Oberfläche der Ventralseite liegen und hier werden die Embryonalhüllen durch die Erhebung einer Amnionfalte (*af*) zum Abschlusse gebracht — kurz dieser Theil des Keimstreifs verhält sich durchaus so, wie wir dies nun für den zweiten Typus schildern werden.

Bei der Bildung des **durch eine Amnionfalte überwachsenen Keimstreifs** behält die Bauchplatte und der aus ihr sich entwickelnde Keimstreif während der ganzen Dauer der Entwicklung jene Orientirung bei, welche für die späteren Stadien aller Insecten typisch ist. Auf diesen Entwicklungstypus, für welchen die Dipteren (Chironomus, Simulia, Cecidomya) als Beispiel dienen können, bezieht sich unsere frühere Schilderung (pag. 768 und ff.). Der Keimstreif ist hier im Wesentlichen der Ventralseite des Eies angehörig. Sein Vorderende entspricht dem vorderen Eipole, sein Hinterende dem hinteren Eipole (wenn wir jenes obenerwähnte [pag. 771] dorsale Uebergreifen nicht in Rechnung bringen). Hier findet demnach auch keine Umrollung statt. Die Embryonalhüllen werden durch einfache Faltenbildung von den Rändern des Keimstreifs aus gebildet (vgl. pag. 768, Fig. 474 und 475).

Wenn man auf die Lagerungsverhältnisse des Keimstreifs im Moment seiner Bildung Rücksicht nimmt, so könnte man die beiden hier unterschiedenen Typen auch unterscheiden als Typus mit invers gelagertem und mit regulär gelagertem Keimstreif. Noch einfacher wäre die Bezeichnung der beiden Typen als Entwicklung mit und ohne Umrollung. Es wäre allerdings gegen eine solche Bezeichnung einzuwenden, dass auch bei dem überwachsenen Keimstreif gelegentlich Lageveränderungen zur Beobachtung kommen, welche von dem Process der echten Umrollung oft schwer zu unterscheiden sind.

Wir werden in der Ordnung der Coleopteren Insecten finden, deren Keimstreifentwicklung einen directen Uebergang zwischen den beiden hier unterschiedenen Typen darstellt.

D. Insecten mit invaginirtem Keimstreif.

Libelluliden. Als vorzüglichsten Repräsentanten dieses Entwicklungstypus, welcher — wie wir unten sehen werden (pag. 787) — den directen Anschluss an die Verhältnisse der Myriopoden darstellt und daher als der ursprünglichere betrachtet werden muss, haben wir zunächst das Ei

der Libelluliden zu erwähnen, dessen Entwicklung durch A. Brandt (No. 7) bekannt geworden ist.

Hier (bei Calopteryx) erkennen wir als erste Anlage des Keimstreifs eine in der hinteren Hälfte der Ventralseite des Eies gelegene Verdickung des Blastoderms (Bauchplatte), welche sich bald mit ihrem hintersten Abschnitt in das Innere des Eies einstülpt (Fig. 479 *A*, *g*). Während diese Einstülpung (welche von manchen Autoren als Keimhügel bezeichnet wird) immer tiefer wird, wendet sie sich nach vorn und wächst gegen den vorderen Eipol zu (Fig. 479 *B* und *C*). Das Lumen dieser Einstülpung ist die erste Anlage der Amnionhöhle. Sehr bald macht sich nun eine Differenz in der Dicke der beiden Wände der Einstülpung geltend. Die nach der Dorsalseite des Eies zugewendete wird zu einer immer flacheren Zellschicht und repräsentirt das Amnion (*am*), während die andere sich verdickt und den eigentlichen Keimstreif (*ps*) darstellt. Es wird also hier fast der ganze Keimstreif mit seinem hinteren Ende voran in das Innere des Eies eingestülpt. Nur ein kleiner Theil des Keimstreifs, der dem vorderen Ende desselben entspricht und sich bald zur Bildung der Kopflappen verbreitert, behält zunächst noch die oberflächliche Lage der ursprünglichen Blastodermverdickung bei (Fig. 479 *C*). Dieser Theil wird nun durch eine Ringfalte des umgebenden Blastoderms vollständig überwachsen. Wenn diese Ringfalte zum Verschlusse kommt, so ist dadurch die Amnionhöhle nach Aussen abgeschlossen (Fig. 480 *A*). Der in seiner oberflächlichen Lage verbliebene Rest des Blastoderms stellt nun die Serosa dar.

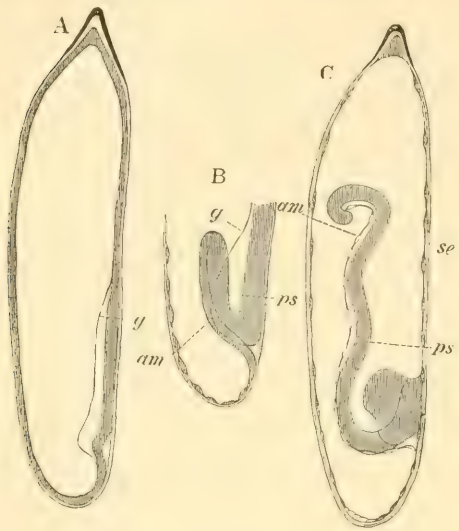


Fig. 479. Drei Entwicklungsstadien des Embryos von Calopteryx (nach Brandt, aus Balfour's Handbuch).

Der Embryo ist innerhalb der Eischale dargestellt.

am Amnion, *g* Rand der Bauchplatte, *ps* Keimstreifanlage, *se* Serosa.

An dem nächstfolgenden Stadium, welches durch den Besitz der Extremitätenanlagen charakterisirt ist, kann man die merkwürdige Lage des Keimstreifs deutlich erkennen (Fig. 480 *A*). Man bemerkt, dass das Kopfende desselben (*v*) nach dem hinteren Eipole, das hakenförmig umgeschlagene Hinterende (*ab*) dagegen nach dem vorderen Eipole gerichtet ist. Ebenso erkennt man aus dem Vergleich mit den übrigen Stadien (vgl. Fig. 480 *C*), dass die Ventralseite des Keimstreifs, von welcher die Extremitätenanlagen sprossen, nach der Dorsalseite des Eies gewendet ist. Die definitive Lagerung des Embryos wird durch den Process der sogenannten Umrollung herbeigeführt, bei welchem der Embryo eine rotirende Bewegung um seine Queraxe erleidet und gleichzeitig aus der Amnionhöhle herausgestülpt wird (Fig. 480 *B*). Dieser Process wird eingeleitet dadurch, dass in der Nähe des Kopfabschnittes Amnion und Serosa,

die sich daselbst dicht berühren, mit einander verschmelzen und an dieser Stelle einreissen. Durch diesen Riss wird an derselben Stelle, an welcher die ursprüngliche Einstülpungsöffnung gelegen war, die Amnionhöhle wieder eröffnet, und durch die so entstandene Oeffnung treten zunächst der Kopf, dann die darauffolgenden Segmente des Keimstreifs hervor (Fig. 480 *B*) und legen sich, während der Kopf nach dem vorderen Eipole zu wandert, der Ventralseite des Eies an (Fig. 480 *C*). In dem Maasse, als der Embryo aus der Amnionhöhle heraustritt, wird dieselbe immer kleiner und schwindet schliesslich vollständig.

Da der Keimstreif nunmehr an der Oberfläche des Eies lagert, so ist der von der Serosa eingenommene Raum beträchtlich kleiner geworden (480 *C*). Dieselbe zieht sich nun nach dem vorderen Eipol hin zusammen, indem sie sich gleichzeitig bedeutend verdickt (Fig. 480 *C*, *se*). In Folge dieser Contraction wird auch der Rissrand, an welchem die Serosa mit dem Amnion verwachsen ist und schliesslich das Amnion selbst über die Nahrungsdottermasse nach vorn hingezogen (Fig. 480 *C*, *se* und *am*), so dass schliesslich Amnion und Serosa zusammen einen dem Rücken des Embryos aufliegenden Sack darstellen, der mit Nahrungsdotter erfüllt ist und als eine Art von (dorsalem) Dottersack bezeichnet werden kann. Bei der nunmehr erfolgenden Ausbildung der Seitentheile und des Rückens des Embryos wird der Inhalt des Dottersackes immer mehr in die Darmhöhle, die mit demselben communicirt, aufgenommen und aufgebraucht, bis schliesslich durch einen später genauer zu beschreibenden Process auch die Serosa selbst (vermuthlich) in das Innere des Embryos eingestülpt und aufgezehrt wird (vgl. unten pag. 801 ff.).

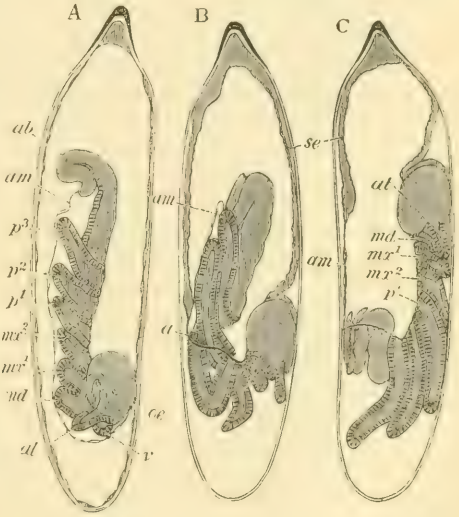


Fig. 480. Drei Entwicklungsstadien von Calopteryx (nach Brandt aus Balfour's Handbuch).

Der Embryo ist innerhalb der Eischale dargestellt.

a Oeffnung der Amnionhöhle, aus welcher der Embryo heraustritt, *ab* Abdomen, *am* Amnion, *at* Antenne, *md* Mandibel, mx^1, mx^2 erste und zweite Maxille, *oe* Oesophagus, p^1, p^2, p^3 erstes, zweites, drittes Thoraxbeinpaar, *se* Serosa, *v* Vorderende des Keimstreifs.

Da der Keimstreif der Libelluliden durch eine Einstülpung entsteht, welche in das Innere des Eies vorwächst, so erklärt es sich, dass hier Amnion und Serosa durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind, welcher mit Nahrungsdotter erfüllt ist. Der Keimstreif der Libelluliden ist demnach ein immerser. Davon macht jedoch das Kopfende eine Ausnahme, welches dem superficiellen Typus zugehört.

Rhynchoten. Der gleiche Entwicklungstypus des Keimstreifs, den wir für die Libelluliden geschildert haben, kommt auch, soweit bis jetzt bekannt, sämmtlichen Rhynchoten zu. So fanden Metschnikoff (No. 55) und Brandt (No. 7) für Hydrometra und Graber (No. 27) für Pyrrho-

coris Verhältnisse der Eientwicklung, welche sich denen der Libelluliden in allen wichtigen Punkten vollkommen anschliessen.

Eine Modification des geschilderten Entwicklungstypus findet sich bei Corixa (Metschnikoff No. 55, Brandt No. 7). Hier ist der von dem hinteren Pole sich einstülpende Keimhügel zwar auch anfangs ringsum von Nahrungsdotter umgeben, er legt sich jedoch sehr bald der Rückenseite des Eies dicht an, so dass hier Serosa und Amnion sich dicht berühren. Der Keimstreif ist in Folge dessen hier nicht immers, sondern ein superficieller. Im Uebrigen ist der Process der Umrollung und die dadurch erfolgte Zurückführung des Embryos in seine definitive Lage in ganz gleicher Weise vorhanden, wie bei den Libelluliden.

Aehnlich wie bei den Libelluliden verhält sich die Lagerung des Keimstreifs nach Melnikow (No. 53) auch bei den Pediculiden und Mallophagen. Doch sollen hier insofern einfachere Verhältnisse bestehen bleiben, als die durch die Einstülpung entstandene Oeffnung der Amnionhöhle dauernd offen bleibt. Ein invaginirter Keimstreif findet sich ferner auch bei den Physapoden (Dohrn No. 21, Jordan No. 44).

In directem Anschlusse an die für die Libelluliden beschriebenen Verhältnisse stehen auch die Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Phytophthires. Die Beschreibungen, welche Metschnikoff (No. 55) und Brandt (No. 7) von der Entwicklung der oviparen Cocciden (Aspidiotus, Lecanium) liefern, zeigen eine fast vollständige Uebereinstimmung mit den Libelluliden. Ebenso scheinen sich nach Metschnikoff auch die Psylliden hier anzuschliessen. Gewisse Besonderheiten weisen dagegen die Sommereier der viviparen Aphiden auf, welche ihre Entwicklung innerhalb des Eifollikels durchlaufen. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier dieser Formen erfahren — wie Will (No. 97) hervorgehoben hat — nicht den vollkommenen Reifungsprocess, wie die Eier der übrigen Insecten. Sie werden gewissermassen „von dem Eintritt der Embryonalentwicklung überrascht, wenn sich eben die ersten Reifungserscheinungen in dem Auftreten kleiner Deutoplasmatröpfchen bemerkbar gemacht haben." Nach der Entwicklung des Blastoderms enthält das Ei in seinem Innern nur eine geringfügige Menge eines bald verschwindenden Nahrungsdotters (primärer Nahrungsdotter, Fig. 481 *A*, *do*), in welchem einzelne Dotterzellen sich finden. Dagegen wird der Embryo in den nun folgenden Stadien unter Entwicklung einer Art Placentarbildung von dem Follikelepithel aus mit einer neuen Dottermasse (secundärer Dotter, Pseudovitellus, *sd*) versorgt. Es entwickelt sich nämlich am hinteren Pole des Embryos, an welchem die Blastodermbildung nicht völlig zum Abschluss gelangt ist und daher eine Lücke des Blastoderms[1]) sich vorfindet, eine Verwachsung mit der entsprechenden Stelle (*x*) des Follikelepithels (*f*). Hier kommt es durch Theilung einer sich vergrössernden Follikelepithelzelle zur Ausbildung eines Zellhaufens, welcher sich bald unter Degeneration und vollständigem Untergang der ihn zusammensetzenden Zellen in eine Ansammlung von Nahrungsdotterkügelchen (secundärem Dotter) umwandelt, worauf das so entstandene Dottermaterial durch die vorhandene Blastodermlücke in das Innere des Embryos aufgenommen wird (Fig. 481 *A*, *sd*). Die sonach in der primären Leibeshöhle gelegene secundäre Dottermasse, in welche bald vom Embryo aus Dotterzellen (*dz*) einwandern, steht noch einige Zeit hindurch vermittelst eines Dotterstranges mit jener Stelle

[1]) Diese Lücke hat Will als Blastoporus bezeichnet und die von hier ausgehende Einwanderung von Dotterzellen als Gastrulation in Anspruch genommen, eine Auffassung, welche wir nicht theilen.

des Follikelepithels, von welcher sie ihren Ursprung genommen hat, in Zusammenhang.

Die Entwicklung des Keimstreifs erfolgt bei den Aphiden unter Ausbildung einer ganz ähnlichen Einstülpung vom hinteren Eipole aus, wie wir sie bei den Libelluliden auftreten sahen. Diese Einstülpung entwickelt sich im Umkreise der oben erwähnten Blastodermlücke (Fig. 481 *A*). Sie erscheint in Folge dessen an ihrem vorderen Ende nicht geschlossen, da sich hier jene Durchtrittspforte befindet, durch welche der Strang des secundären

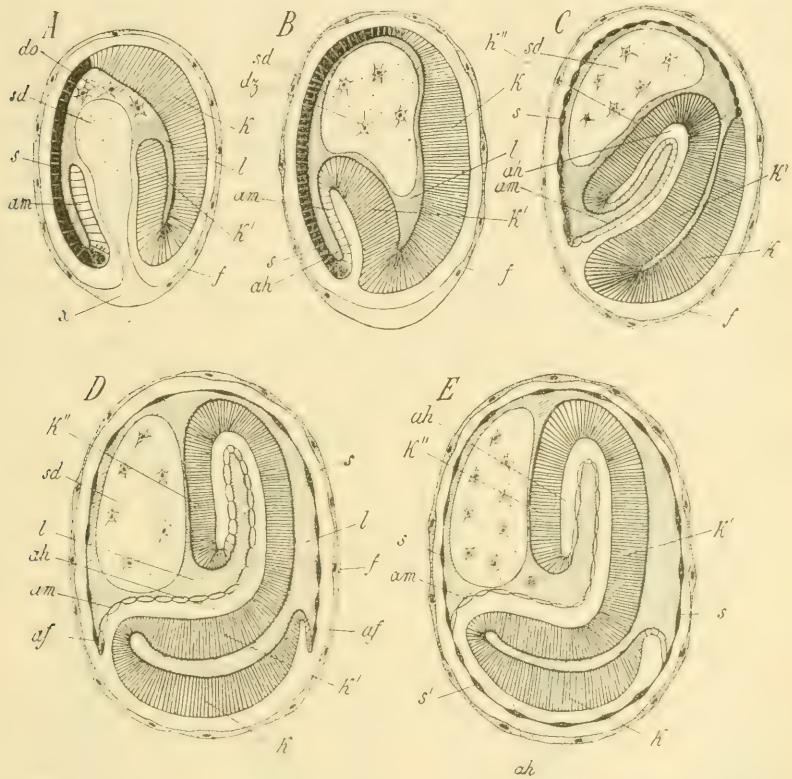


Fig. 481. Schematische Medianschnitte durch fünf Entwicklungsstadien des Eies der viviparen Aphiden (im Anschlusse an Will). Die Orientirung ist die gleiche, wie in Fig. 478. Die Genitalanlage ist nicht eingezeichnet.

A Einstülpung des Keimstreifs (*k'*) und Einwuchern des secundären Dotters (*sd*). *B* Verschluss des Aufnahmeporus für den secundären Dotter. *C* hakenförmige Einkrümmung des hinteren Keimstreifendes (*k''*). *D* Erhebung der Amnionfalten (*af*). *E* Ausbildung der Kopfserosa (*s'*).

af Amnionfalten, *ah* Amnionhöhle, *am* Amnion, *do* Reste des primären Nahrungsdotters mit Dotterzellen, *dz* Dotterzellen, *f* Follikelepithel, *k* Kopfende des Keimstreifs (Kopflappen), *k'* hinterer Abschnitt des Keimstreifs, *k''* hinterstes, hakenförmig eingekrümmtes Ende des Keimstreifs, *l* primäre Leibeshöhle, *s* Serosa, *s'* Kopfserosa, *sd* secundärer Dotter, *x* Bildungsstelle des secundären Dotters.

Dotters in das Eiinnere eintritt. Erst nachdem der secundäre Dotter sich in der primären Leibeshöhle zusammengezogen hat, und jener Verbindungsstrang resorbirt wurde, verschliesst sich auch die erwähnte Lücke (Fig. 481 *B*), und nun nimmt die Einstülpung eine Gestalt an, welche durchaus

an das entsprechende Stadium der Libelluliden erinnert. Wenn die Anlage des Keimstreifs anwächst, so erfährt sie eine hakenförmige Knickung (Fig. 481 *C*), welche später zu einer doppelten Einknickung des Keimstreifs (Witlaczil No. 98) werden kann. Es machen sich auch gewisse Lageveränderungen geltend. Die eingekrümmte Keimstreifanlage kann bald nicht mehr ihre symmetrische Lagerung zur Medianebene beibehalten. Sie erfährt gewisse Abweichungen nach der seitlichen Richtung. Die äussere Mündung der Amnionhöhle, welche ursprünglich dem hinteren Eipole angehörte, wandert im Verlauf der weiteren Entwicklung mehr nach der Dorsalseite. Gleichzeitig rücken die als Blastodermverdickung entstandenen Kopflappenanlagen (*k*), welche anfangs am vorderen Eipole gelegen waren, über die Ventralseite nach hinten, so dass sie zum Schlusse über den hinteren Eipol sich ausbreiten (Fig. 481 *D*). Ganz, wie bei den Libelluliden, wird diese Blastodermverdickung nicht in die Einstülpung des Keimstreifs mit aufgenommen. Sie ist daher anfangs nicht von den Embryonalhüllen bedeckt. Um auch sie zu überdecken, muss eine Ringfalte emporwachsen, deren erste Anlage in Fig. 481 *D*, *af* angedeutet erscheint. Diese Ringfalte besteht im Momente ihrer Entstehung, wie jede Amnionfalte, aus zwei Blättern (Amnion und Serosa). Im Verlaufe des weiteren Wachsthums bleibt jedoch das Amnion etwas zurück, so dass die Kopflappen blos von einer einzigen epithelialen Zellschicht, der sog. Kopfserosa überdeckt erscheinen[1]) (Fig. 481 *E*, *s'*).

Die übrigen, späteren Entwicklungsprocesse, das Zerreissen der Embryonalhülle des Kopfabschnittes, die Ausstülpung des Embryos durch die

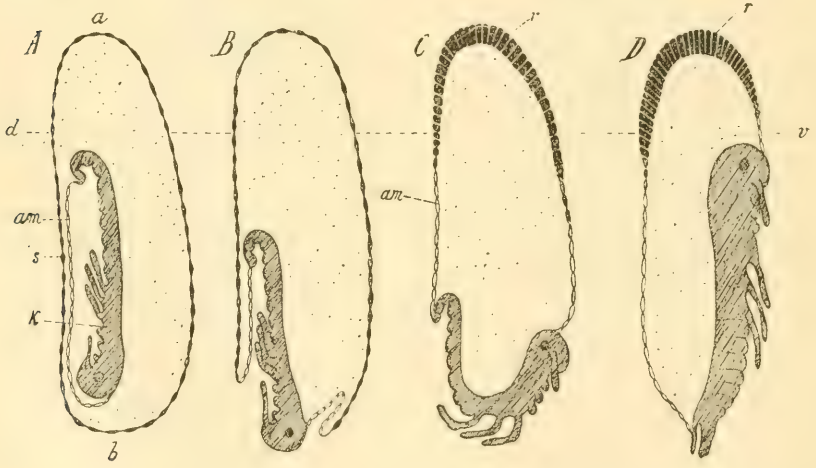


Fig. 482. Umrollung des Embryos von Oecanthus. (Schemata nach Ayers.) *a* vorderer Eipol, *am* Amnion, *b* hinterer Eipol, *d* Dorsalseite des Eies, *k* Keimstreif, *r* Rückenplatte (durch Zusammenziehung der Serosa entstanden), *s* Serosa, *v* Ventralseite des Eies.

[1]) Wir haben hier den Fall einer rudimentären Entwicklung des Amnions, wie dieselbe auch für gewisse Hymenopteren behauptet wurde. Es muss hier erwähnt werden, dass die Schilderungen von Brandt die Möglichkeit offen lassen, dass die Embryonalhüllen im Bereiche des Kopfabschnittes sich auch bei den Cocciden (vielleicht sogar auch bei den Libelluliden) in der Weise verhalten, wie wir dies hier nach Will für die Aphiden dargestellt haben. Es würde dann auch bei diesen Formen über diesem Abschnitt nur eine einzige zellige Hülle vorhanden sein.

so entstandene Oeffnung, sowie die gleichzeitig erfolgende Umrollung vollziehen sich ganz in der für die Libelluliden geschilderten Weise.

Die Entwicklung der Aphiden ist vorzugsweise von Brandt (No. 7), Metschnikoff (No. 55), Witlaczil (No. 98) und Will (No. 97) beschrieben worden. Wir haben uns bei der hier gegebenen Darstellung hauptsächlich an Will angeschlossen.

Oecanthus. Wir müssen diesem Entwicklungstypus auch eine Gryllide, Oecanthus, zurechnen, obgleich diese Form hierdurch in einen Gegensatz zu den übrigen Orthopteren gestellt wird. Die erste Anlage des Keimstreifs entsteht hier allerdings — wie wir durch die Beobachtungen von Ayers (No. 1) wissen — nicht durch Einstülpung, sondern es bildet sich eine kurze Bauchplatte, welche von einer Amnionfalte überwachsen wird. Bei dieser Ueberwachsung bleibt anfangs das innere Blatt der Falte (das Amnion) im Wachsthum etwas zurück, in ganz gleicher Weise, wie wir dies für die Kopffalte der Aphiden soeben geschildert haben. Es schliesst sich hier anfangs bloss die Serosa über dem Keimstreifen. Später rückt auch das Amnion nach und schliesst sich, so dass der Embryo zum Schlusse doch von einer doppelten zelligen Hülle bedeckt ist. Der Keimstreif ist demnach hier ein durch Faltenbildung überwachsener, er ist auch superficiell. Aber er liegt — und das ist für unsere Auffassung das entscheidende — ursprünglich an der Rückenseite des Eies, mit seinem Kopfende nach hinten gerichtet (Fig. 482 *A*), stimmt demnach bezüglich seiner Lagebeziehungen vollständig mit Corixa (vgl. oben pag. 778) überein. Er muss somit nach erfolgtem Riss der Embryonalhüllen einen echten Umrollungsprocess (Fig. 482 *B*, *C*, *D*) durchmachen, um in seine definitive Lage zu gelangen. Dieser Umrollungsprocess und die später erfolgende Rückbildung der Serosa unter Bildung einer Einstülpung (Rückenrohr) zeigen eine so vollständige Uebereinstimmung mit den übrigen Insecten dieses Typus, dass wir die Zureihung von Oecanthus zu denselben für gerechtfertigt halten.

E. Insecten mit überwachsenem Keimstreif.

Orthoptera genuina. Bei allen bis jetzt untersuchten Formen dieser Gruppe, mit Ausnahme von Oecanthus, ist der Keimstreif von Anfang an an der Ventralseite des Eies, mit dem Kopfende nach vorne gelagert. Hier findet sich sonach keine Umrollung. Die Embryonalhüllen entstehen durch Faltenbildung. Der Keimstreif ist in den meisten Fällen ein verhältnissmässig kurzer (Blatta nach Cholodkowsky No. 19 und Wheeler No. 95, Stenobothrus und Mantis nach Graber No. 26 und 30). Nur bei Gryllotalpa (nach Korotneff No. 47) gewinnt der Keimstreif eine ansehnliche Länge und erscheint sonach mit seinem vorderen und hinteren Ende nach der Dorsalseite hinübergeschlagen. Bei sämmtlichen hierher gehörigen Formen erscheint in späteren Entwicklungsstadien, wie dies auch bei den Libelluliden, Rhynchoten, Oecanthus, Phryganiden, bei manchen Coleopteren und in noch stärkerem Maasse bei den Lepidopteren und gewissen Hymenopteren zu beobachten ist, das hintere Abdominalende ventralwärts eingeschlagen. Diese Einkrümmung wird meist noch vor dem Ausschlüpfen rückgängig gemacht.

Es ist zu erwähnen, dass bei Stenobothrus die Bildung der Amnionfalte in eine sehr frühe Periode der Keimstreifentwicklung fällt. Zu einer

Zeit, in welcher die Gastrulation erst eingeleitet wird und die Bauchplatte noch eine rundliche, schildförmige Gestalt hat, wird dieselbe bereits von der Amnionfalte überwachsen (Graber No. 26). Bei Gryllotalpa entstehen die Embryonalhüllen in Form zweier seitlich sich erhebenden Falten. Bei Blatta findet zunächst die Erhebung einer Schwanzfalte und paariger, den beiden Kopflappen entsprechender Kopffalten statt (ähnlich, wie bei den Coleopteren). Der Keimstreif der Orthopteren ist im Allgemeinen ein superficieller. Nur bei Stenobothrus wird er — wie wir dies bei den Lepidopteren wiederfinden werden — durch Eintritt von Nahrungsdotterpartikelchen zwischen die beiden Hüllblätter immers.

Dipteren. Bei allen, bisher untersuchten Dipteren erreicht der Keimstreif eine ansehnliche Länge, so dass er nicht blos die ganze Ventralseite bedeckt, sondern mit seinem Vorderende, noch mehr aber mit seinem Hinterende so weit dorsalwärts übergeschlagen ist (Fig. 483), dass

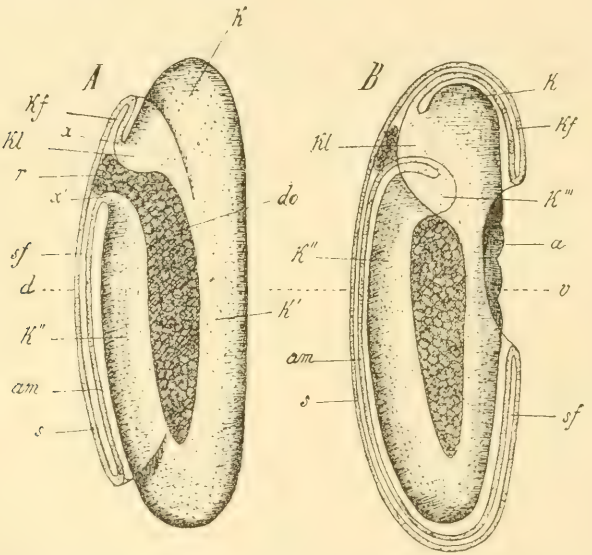


Fig. 483. Schematische Seitenansichten des Chironomuseies im Stadium der Embryonalhüllenbildung (im Anschlusse an Weismann und Kupffer).

A beginnende Erhebung der Kopf- und Schwanzfalte (*kf* und *sf*). *B* Vereinigung der beiden Falten und fortschreitende Ueberwachsung des Keimstreifs.

v Ventralseite, *d* Dorsalseite, *a* unbedeckter Theil des Keimstreifs, *am* Amnion, *do* Nahrungsdotter, *k* Kopfende des Keimstreifs, *k'* ventraler Theil des Keimstreifs, *k''* dorsalwärts übergeschlagener Theil des Keimstreifs, *k'''* hakenförmig eingekrümmtes Hinterende, *kf* Kopffalte des Amnions, *kl* Kopflappen, *r* Rückennabel, *s* Serosa, *sf* Schwanzfalte des Amnions, *x*, *x'* innere Umschlagstellen des Amnions (Uebergang in das Ectoderm des Keimstreifs).

die beiden Enden des Keimstreifs einander an der Rückenseite des Eies beträchtlich genähert erscheinen (*x*—*x'*). Die spätere Entwicklung, wenn das Hinterende des Keimstreifs sich an den hinteren Eipol zurückzieht, ist demnach mit einer starken Verkürzung der Embryonalanlage verbunden.

Die Amnionfalte entsteht hier nicht längs des ganzen Randes des Keimstreifs gleichzeitig; sondern es zeigt sich zunächst eine Falten-

erhebung im Umkreis des Kopfendes (*kf*) und eine zweite am Hinterende (*sf*) des Keimstreifs (Kopffalte und Schwanzfalte des Amnions). Erst später tritt die Faltenbildung in den mittleren Parthien an den Seitenrändern des Keimstreifs ein und dadurch werden die Kopf- und Schwanzfalte mit einander vereinigt (Chironomus nach Weismann No. 87 und Kupffer No. 50, Simulia nach Metschnikoff No. 55).

Da die dorsalwärts übergeschlagenen Keimstreifenden einander sehr genähert sind, so rücken hier auch die inneren Umschlagsränder des Amnions (bei *x* und *x'* in Fig. 483 *A*), wo dasselbe in das Ectoderm des Keimstreifs übergeht, nahe aneinander. Es folgt hieraus, dass jener Bezirk, im Bereich dessen die Serosa direct der Oberfläche des Nahrungsdotters aufliegt (*r*), bei diesen Formen sehr eingeengt erscheint. Wir werden ganz ähnlichen Verhältnissen bei den Lepidopteren und Phryganiden begegnen.

Der Keimstreif der Dipteren ist durchgehends ein superficieller; nur das hinterste Ende desselben erscheint bei Chironomus und Simulia hakenförmig abgebogen (Fig. 483 *B*, *k'''*) und in das Innere des Dotters versenkt. Wir haben hier eine Annäherung an die für die Coleopteren zu schildernden Verhältnisse. Ein Gleiches ist vielleicht auch bei den Musciden der Fall.

Es verdient erwähnt zu werden, dass bei einigen Dipteren die Amnionfalten rudimentär bleiben und niemals den Keimstreif vollständig überwachsen. Dies ist nach Metschnikoff (No. 55) bei dem Embryo der viviparen Cecidomyalarven der Fall, bei welchem die Kopf- und Schwanzfalte angelegt werden, aber sich nicht weiter entwickeln. Das Gleiche ist nach Kowalevsky und Graber (No. 27 und 28) bei den Musciden der Fall, bei denen die Kopffalte äusserst rudimentär bleibt und nur die Schwanzfalte zu etwas deutlicherer Entwicklung gelangt. Bei der späteren Ausbildung des Embryos werden diese Falten einfach wieder ausgeglättet und nehmen dann, wie es scheint, an der Ausbildung der Rückenhaut einen gewissen Antheil.

Trichopteren. Die an dem rundlichen Ei der Phryganiden zu beobachtenden Verhältnisse schliessen sich — nach den Beobachtungen von Patten für Neophylax (No. 65) — ungemein nahe an den normalen Typus der Dipteren (Chironomus) an. Der äusserst langgestreckte, superficielle Keimstreif bedeckt auch hier den grössten Theil der Eiperipherie, so dass sein Vorder- und Hinterende sich beinahe berühren. Wir werden sehen, dass nach den Mittheilungen von Graber (No. 27) auch die Rückbildungserscheinungen der Keimhüllen in beiden Gruppen im Wesentlichen nach dem gleichen Typus ablaufen.

Lepidopteren. Auch die Lepidopteren schliessen sich nach den allgemeinen Verhältnissen der Keimstreif- und Keimhüllenentwicklung den beiden vorhergehenden Gruppen nahe an. Auffällig ist hier, dass die Entwicklung der Amnionfalte schon in einer sehr frühen Periode der Keimstreifentwicklung stattfindet (also ähnlich wie bei Stenobothrus, vgl. oben pag. 781), zu einer Zeit, wo die Keimstreifanlage oder Bauchplatte noch eine rundliche, schildförmige Blastodermverdickung (Fig. 484 *A*) darstellt, von deren Rande die Amnionfalte sich erhebt. Erst später tritt das Längenwachsthum des Keimstreifs ein, welcher sehr bald, da Nahrungsdottermassen in den Raum zwischen Amnion und Serosa eintreten, zu einem immersen Keimstreif (Fig. 484 *B*) wird. Da — wie bei den Dipteren — mit dem fortschreitenden Längenwachsthum eine starke dorsale Einkrümmung des Keimstreifs sich entwickelt und die Amnionhöhle dieser Einkrümmung folgt, so wird jene Stelle des Rückens,

welche die Verbindung zwischen dem Embryo und den Keimhüllen darstellt, allmählich immer mehr und mehr eingeengt (Fig. 484 *C*, bei *x*). Es kommt auf diese Weise zur Entwicklung eines dorsalen Nabelgangs, welcher hier insofern von Bedeutung ist, als er die Passage darstellt, vermittelst welcher die in das Innere des Embryos aufgenommenen Nahrungsdottermassen mit den zwischen Amnion und Serosa befindlichen communiciren. Wir könnten mit Rücksicht auf diese Verhältnisse von den Lepidopteren sagen, ihr Embryo sei ringsum von einem Dottersacke umwachsen, welcher durch den dorsalen Nabelgang mit dem Embryo zusammenhängt.

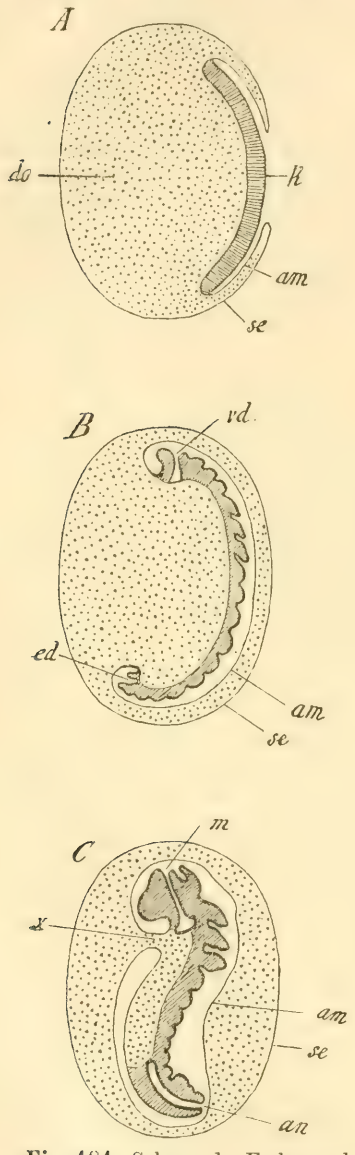


Fig. 484. Schema der Embryonalhüllenbildung bei Lepidopteren (*A* nach Kowalevsky, *B* und *C* nach Tichomiroff).

k Keimstreif, *am* Amnion, *se* Serosa, *do* Nahrungsdotter, *vd* Einstülpung des Vorderdarms, *ed* Einstülpung des Enddarms, *m* Mund, *an* Afteröffnung, *x* dorsaler Nabelgang.

Hymenopteren. Die Hymenopteren zeigen Verhältnisse, welche sich in den wesentlichen Punkten mit den für die Dipteren geschilderten in Uebereinstimmung bringen lassen. Der Keimstreif ist auch hier stets ein superficieller und wird durch das Vorrücken einer Kopf- und Schwanzfalte des Amnions von einer doppelten, zelligen Hülle (Amnion und Serosa) überwachsen (Fig. 485 *A*). So wurden die Verhältnisse von Kowalevsky für die Biene (Apis) und noch klarer von Graber für Polistes gallica, Formica, besonders aber neuerdings für Hylotoma berberidis dargestellt (No. 27 und 30). Es scheint bei dieser Ueberwachsung (wenigstens bei Apis) die Kopffalte beträchtlich stärker, als die Schwanzfalte betheiligt zu sein.

Im Allgemeinen bleibt der Keimstreif der Hymenopteren verhältnissmässig kurz. Er gewinnt keine grössere Ausdehnung in die Länge, als die Länge des Eies beträgt (Fig. 485 *A*), und bleibt daher auf die Ventralseite desselben beschränkt. Dagegen scheint hier der inneren Umschlagsstelle des Amnions (Uebergangsstelle in das Ectoderm des Keimstreifs *x* und *x'*) ein selbstständiges Wachsthum nach der Richtung der Dorsalseite zuzukommen, ein Fall, der bei den Insecten im Allgemeinen selten ist, aber in ähnlicher Weise auch den Lepidopteren zuzukommen scheint. Es wird hierdurch der dorsale Nabelgang immer mehr eingeengt, bis er durch Ver-

schmelzen dieser inneren Falten vollständig abgeschnürt wird (Fig. 485 *B*). Der Embryo, dessen Rücken nun unter Zuhülfenahme eines Theiles des Amnions bereits verschlossen erscheint, liegt dann völlig frei in zwei zelligen Säcken, von denen der äussere der Serosa, der innere dem Amnion entspricht (*s*, *am* in Fig. 485 *B*).

Wenngleich das Vorhandensein einer doppelten zelligen Hülle (Amnion und Serosa) nach den neueren Beobachtungen von Graber für die Hymenopteren kaum zweifelhaft sein kann, müssen wir hier doch erwähnen, dass andere Autoren ausdrücklich blos das Vorhandensein einer einzigen Embryonalhülle, die dann als Serosa in Anspruch genommen werden muss, anerkennen.

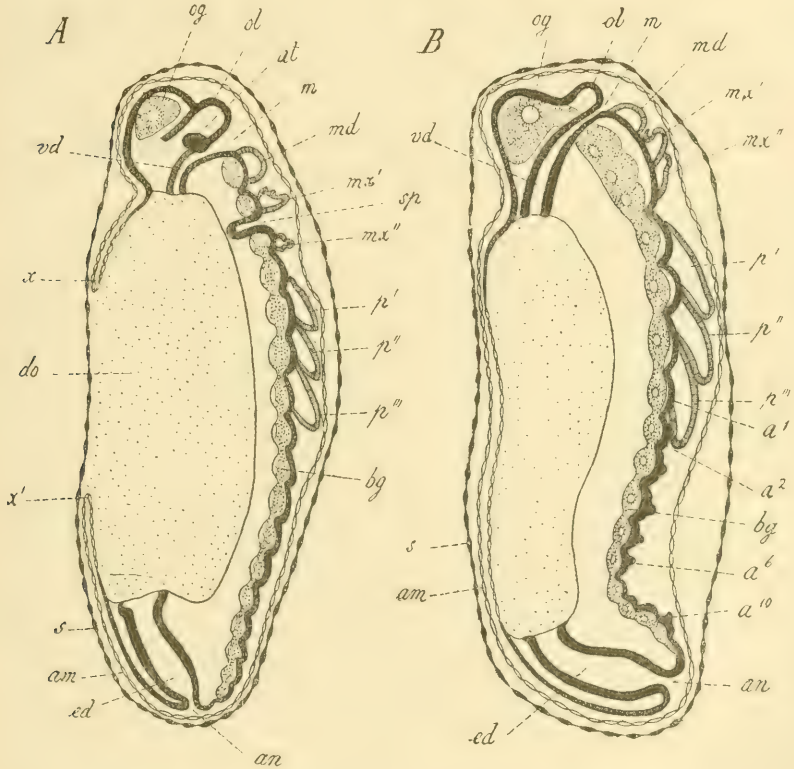


Fig. 485. Zwei Entwicklungsstadien von Hylotoma berberidis im schematischen Medianschnitte (nach Graber).

a^1—a^{10} erstes bis zehntes Abdominalsegment, *am* Amnion, *an* After, *at* Antenne, *bg* Bauchganglienkette, *do* Nahrungsdotter, *ed* Enddarm, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *og* oberes Schlundganglion, *ol* Vorderkopf (Oberlippenanlage), *p'*, *p''*, *p'''* erstes bis drittes Thoraxbeinpaar, *s* Serosa, *sp* Speicheldrüsen, *vd* Vorderdarm, *x*, *x'* innere Umschlagsstellen des Amnions.

Obschon eine Täuschung nach dieser Richtung sehr leicht durch den Umstand ermöglicht sein kann, dass die innere Hülle (Amnion) sich, wie aus den Beobachtungen Graber's hervorgeht, dicht an den Keimstreif anlagert und dann von dem letzteren nicht unterschieden wird, so ist doch a priori die Möglichkeit nicht abzuleugnen, dass das Amnion bei der

Entwicklung der Amnionfalte thatsächlich anfangs rudimentär bleibt, wie wir dieses oben (pag. 780) für die Kopffalte der Aphiden und für Oecanthus (pag. 781) geschildert haben. Es würde dann an dem Rand der Amnionfalte eine Trennung von Amnion und Serosa stattfinden und die Serosa in einer Weise selbstständig auswachsen, welche wir als Ueberschiebung bezeichnen könnten. (Vgl. auch oben die Darstellung der Amnionbildung bei dem Scorpion pag. 539, Fig. 345). So wurden die Verhältnisse für die Biene von Bütschli (No. 11) und Grassi (No. 32), ferner für Polistes gallica und für Chalicodoma muraria von Carrière (No. 13) geschildert.

Völlig im Zweifel sind wir noch hinsichtlich des Vorhandenseins und der Beschaffenheit der Embryonalhüllen bei den Pteromalinen (vgl. nach dieser Hinsicht das unten pag. 856 über Platygaster Mitgetheilte), bei denen der Endoparasitismus des Embryos und der Larven wesentlich auf die Entwicklung verändernd eingewirkt hat.

F. Uebergangsformen zwischen den beiden Typen der Keimstreifentwicklung.

Coleopteren. Der Keimstreif der Coleopteren, welcher gleich dem der Hymenopteren nur eine mässige Ausdehnung in die Länge gewinnt, zeigt in seinem vorderen und Haupt-Antheile (Fig. 486 *k*) die Charaktere des überwachsenen Keimstreifs. Er ist superficiell und wird durch die Ausdehnung einer Schwanzfalte (*af'*) und paariger, bald verschmelzender Kopffalten (*af*) (vgl. pag. 770, Fig. 476 *C*, *af''*), zu denen bei Lina nach Graber (No. 30) noch selbstständig entstehende Seitenfalten hinzukommen, überwachsen. Dagegen entwickelt sich das hintere Ende des Keimstreifs vollständig nach dem für die Libelluliden beschriebenen Typus der Invagination. Es findet sich bei Hydrophilus (nach Kowalevsky No. 48 und Heider No. 38) am hinteren Ende der Keimstreifanlage ein Grübchen (pag. 770, Fig. 476 *A*, *g*), welches vollständig der von den Autoren als Keimhügel (vgl. oben pag. 776) bezeichneten Einstülpung entspricht. Indem diese Einstülpung tiefer wird, entwickelt sich das hinterste Ende des Keimstreifs (Fig. 486 *k'*), welches dorsalwärts umgeschlagen und in den Dotter versenkt erscheint. Die hinterste Parthie des Keimstreifs ist hier demnach immers, sie ist mit dem Analende nach vorne gerichtet und an der Rückenseite des Eies gelagert — kurz sie weist in Allem die Charaktere des invaginirten Keimstreifs auf (Fig. 486 *k'*).

Der Keimstreif ist demnach bei den Coleopteren ursprünglich über den hinteren Eipol dorsalwärts herumgebogen. Dementsprechend ist das Kopfende des Keimstreifs von dem vorderen Eipole anfangs ziemlich weit entfernt (pag. 770, Fig. 476 *D*). Erst allmählich bewegt sich das Kopfende nach dem vorderen Eipole (Fig. 476 *E*), während das Hinterende des Keimstreifs den hinteren Eipol erreicht. Bei dieser Bewegung wird der hintere invaginirte Theil des Keimstreifs gleichsam aus dem Dotter herausgezogen, so dass zum Schlusse der Keimstreif seiner ganzen Ausdehnung nach ein superficieller ist. Die erwähnte Bewegung des Keimstreifs entspricht durchaus dem Processe der Umrollung. Allerdings tritt bei Hydrophilus der Riss der Embryonalhüllen erst in einem späteren Zeitpunkte ein.

Aehnliche Verhältnisse, wie die für Hydrophilus geschilderten, liegen auch bei den übrigen Coleopteren vor, wie dies vor Allem aus den

Beobachtungen von Graber (No. 30) für Lina und von Wheeler (No. 95) für Doryphora hervorgeht. Auch hier ist das Hinterende des Keimstreifs dorsalwärts eingekrümmt und in den Dotter versenkt. Der Hauptunterschied von Hydrophilus findet sich darin, dass das Kopfende des Keimstreifs von Anfang an nahe dem vorderen Eipole angelegt wird, was zur Folge hat, dass hier die Bewegung der Umrollung nicht zur Beobachtung kommt.

Wir haben oben (pag. 783) darauf hingewiesen, dass auch das hinterste Ende des Dipterenkeimstreifs in ähnlicher Weise wie bei den Coleopteren, wenngleich nicht in derselben Ausdehnung in den Dotter versenkt ist. Wir haben hier gleichsam die letzten Andeutungen einer Keimstreifbildung durch Invagination. Das Vorhandensein dieser Spuren, vor Allem aber das Verhalten von Hydrophilus (und Oecanthus) scheint darauf hinzudeuten, dass die Keimstreifbildung durch Invagination für die Gruppe der Insecten das primäre Verhalten ist, während die Ueberwachsung durch eine Amnionfalte ein secundäres Verhalten darstellt (Will No. 97). Die bei Hydrophilus und Oecanthus zu beobachtende Bewegung der Umrollung wird nämlich nur unter dieser Annahme verständlich.

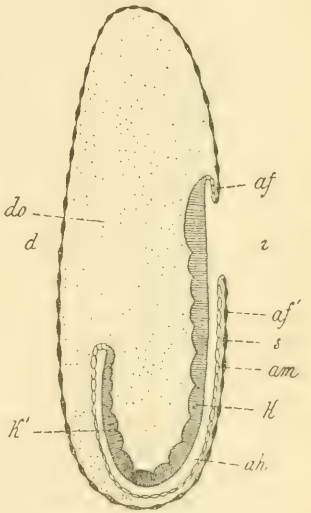


Fig. 486. Schema eines medianen Längsschnittes durch einen Hydrophilusembryo im Stadium der Fig. 476 *D*, pag. 770 (nach Heider).

af vordere Amnionfalte, *af* hintere Amnionfalte, *ah* Amnionhöhle, *am* Amnion, *do* Nahrungsdotter, *k* der segmentirte Keimstreif, welcher in Wirklichkeit hier bereits zweischichtig ist, *k'* hinteres, dorsalwärts umgeschlagenes und in den Dotter versenktes Ende des Keimstreifs, *v* Ventralseite, *d* Dorsalseite des Eies.

G. Allgemeines.

Wir haben oben (pag. 732, Fig. 455 u. 456) gesehen, dass bei den Myriopoden bei fortschreitendem Längenwachsthum des Keimstreifs derselbe in seiner Mitte eingeknickt und in das Innere des Eies versenkt wird. In dieser Einsenkung, welche wir uns zunächst durch das räumliche Missverhältniss zwischen dem langgestreckten Keimstreif und der rundlichen Eiform entstanden zu denken haben, werden wir [wie dies schon Graber (No. 149) andeutete und Will (No. 97) neuerdings ausführlicher begründet hat] den Ausgangspunkt für die Entwicklung des invaginirten Keimstreifs der Libelluliden zu suchen haben. Wir werden demnach für die Entwicklung des Insectenkeimstreifs die Form der Invagination als die ursprüngliche betrachten. Bei einem genaueren Vergleich zwischen den Verhältnissen der Myriopoden und der Libelluliden ergeben sich allerdings gewisse Unterschiede. Bei den Myriopoden wird nur der Keimstreif in die Einsenkung einbezogen. Bei den Libelluliden dagegen, bei denen der Keimstreif verhältnissmässig kurz ist, nimmt derselbe nur die eine Seite der Einsenkung ein, während die gegenüberliegende Seite derselben von einem in die Tiefe der Einsenkung mit hineingezogenen Theile des Blastoderms eingenommen erscheint, welches dann als Amnion bezeichnet wird. Hier gewinnt demnach der an der Keimstreifbildung unbetheiligte Blastodermabschnitt eine grössere Ausdehnung und hiermit ist der erste Anfang der Keimhüllenbildung gekennzeichnet.

Bei den Myriopoden bleiben die in die Einsenkung nicht einbezogenen Theile des Keimstreifs einfach unbedeckt. Bei den Libelluliden dagegen werden sie von einer secundär sich erhebenden Falte (Amnionfalte) überwachsen. Diese Faltenbildung stellt eine Neuerwerbung der Insecten dar, durch welche das System der Embryonalhüllen vervollständigt wird. Sie wird demnach von Will (No. 97) als secundärer Theil der Embryonalhüllen dem durch die Einstülpung entstandenen primären Theil gegenübergestellt. Wir möchten jedoch in dieser Gegenüberstellung keinen allzuscharfen Gegensatz ausgesprochen wissen.

Bei den höher entwickelten und abgeleiteteren Insectentypen gewinnt die secundäre Faltenbildung an Umfang, während die Ausbildung des Keimstreifs durch Invagination in den Hintergrund tritt. Es leitet sich auf diese Weise der überwachsene Keimstreif von dem invaginirten ab. Die Entwicklung des überwachsenen Keimstreifs bedeutete insofern einen Fortschritt der Entwicklungsweise, als nun der immerhin complicirte Process der Umrollung in Wegfall kam.

Die Fälle von rudimentärer Ausbildung der Embryonalhüllen, wie sie bei endoparasitischen Eiern (Pteromalinen, Tachiniden), bei den Eiern der viviparen Cecidomyiden und bei den Musciden beobachtet wurden, werden wir mit Rücksicht auf das Verhalten anderer nahe verwandter Formen als abgeleitete betrachten müssen.

Für die Behandlung der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Keimhüllen fehlen uns bisher noch sichere Anhaltspunkte. Wenn für die Entwicklung des invaginirten Keimstreifs vielleicht die Vergrösserung der dotterabsorbirenden Oberfläche von Wichtigkeit war, so kann doch dieser Gesichtspunkt für die Erklärung der Ausbildung der überwachsenden Amnionfalte nicht in Frage kommen. Für letztere scheint eine Entwicklungstendenz massgebend gewesen zu sein, welche dahin führte, den Keimstreif bei seinen mannigfachen Entwicklungsprocessen von dem directen Contact mit der Innenfläche des Chorions (resp. Dotterhäutchens) unabhängig zu stellen. Es mag hiermit ein grösserer Schutz gegen gewisse mechanische Insulte, vielleicht auch gegen die Gefahr des Ein- und Antrocknens gegeben gewesen sein. Für das letztere scheint besonders der Umstand zu sprechen, dass bei den Eiern mit rückgebildeten Embryonalhüllen (Cecidomyia, Tachinen, Musciden) jene Gefahr infolge ihrer äusseren Entwicklungsbedingungen in vermindertem Maasse vorliegt. Immerhin haben alle diese Vermuthungen nur wenig Befriedigendes an sich.

4. Ausbildung der äusseren Körperform.

A. Segmentirung.

Sehr frühzeitig machen sich am Keimstreifen der Insecten die ersten Spuren der Segmentirung bemerkbar, indem derselbe durch oberflächliche querverlaufende Furchen in eine Anzahl von Theilstücken (Segmenten) getheilt wird. Es kann diese Gliederung in aufeinanderfolgende Metameren — wie dies bei Hydrophilus (nach Kowalevsky und Heider pag. 770, Fig. 476 *A* und *B*) und bei Chalicodoma muraria (pag. 812, Fig. 498 nach Carrière No. 13) der Fall ist — schon zu einer Zeit bemerkbar werden, in welcher der Process der Gastrulation erst im Beginne ist. Er erstrecken sich dann die queren Segmentgrenzen nicht blos über die Mittelplatte (vgl. unten pag. 807), durch deren Einstülpung

das untere Blatt hervorgeht, sondern sie greifen lateralwärts auf die Seitenplatten (Fig. 498 *s*) über, welche zum Ectoderm des Keimstreifs werden. Diese Querfurchen entsprechen dünneren Stellen des Epithels, welches in diesem Stadium die Embryonalanlage bildet Es ergiebt sich hieraus, dass bei den genannten Formen nach Ablauf der Gastrulation nicht blos das Ectoderm, sondern auch das untere Blatt bereits segmentirt ist.

Es wurde von Heider (No. 38) für Hydrophilus behauptet, dass die erste Andeutung der Segmentirung der Gastrulation sogar vorauseilt. Die gleichen Querzonen des Blastoderms haben auch Wheeler (No. 95) bei Doryphora und Graber (No. 30) bei Lina beobachtet, aber in anderer Weise gedeutet und nicht auf die spätere Segmentirung bezogen.

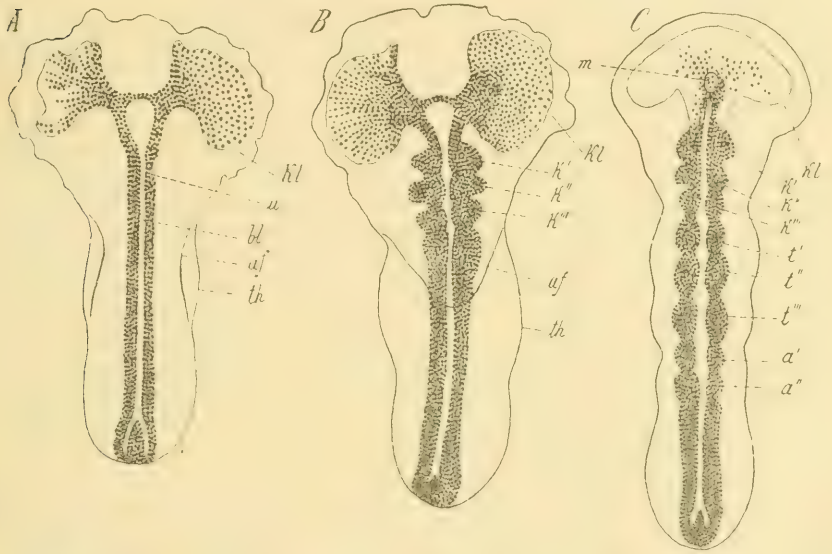


Fig. 487. Drei Entwicklungsstadien des Keimstreifs von Lina (nach Graber). *A* unsegmentirter Keimstreif; in *B* und *C* wird die Segmentirung an dem unteren Blatte erkennbar. *B* mit der Anlage der drei Kiefersegmente, wozu in *C* noch die drei Thoraxsegmente und die zwei vordersten Abdominalsegmente hinzukommen.

a', *a''* erstes und zweites Abdominalsegment, *af* Amnionfalte, *bl* Blastoporus, *k'*, *k''*, *k'''* erstes, zweites und drittes Kiefersegment, *kl* Kopflappen, *m* Mund, *t'*, *t''*, *t'''* erstes, zweites und drittes Thoraxsegment, *th* Verbreiterung des Keimstreifs in der Thoraxregion, *u* unteres Blatt.

Ein so frühzeitiges Auftreten der Segmentirung, wie es bei Hydrophilus und Chalicodoma beobachtet wurde, müssen wir als eine auf Heterochronie beruhende Fälschung des Entwicklungsprocesses auffassen. Wir werden das bei anderen Formen beobachtete Verhalten als das ursprüngliche betrachten müssen, bei welchen (wie zum Beispiel bei Lina und Stenobothrus nach Graber No. 30) die Gastrulation und Sonderung des unteren Blattes sich an dem noch unsegmentirten Keimstreifen vollzieht und erst in späteren Stadien der Zerfall in Segmente kenntlich wird (Fig. 487). Bei diesen Formen macht sich dann die Segmentirung vorzugsweise an dem eingestülpten unteren Blatte bemerkbar.

wenngleich wahrscheinlich in allen Fällen auch das Ectoderm schon frühzeitig an derselben participirt.

Wir unterscheiden an dem vollständig segmentirten Insectenkeimstreif (pag. 770, Fig. 476 *E* und pag. 793, Fig. 488 *A*) einen dem Vorderende und einen dem Hinterende entsprechenden Abschnitt von eigenartiger Gestaltung. Die vordere, als primärer Kopfabschnitt zu bezeichnende Parthie trägt die Mundöffnung und ist durch seitliche Ausbreitungen, die sogenannten Kopflappen (Fig. 476 *k*, 487 *kl*), charakterisirt, während der hintere Endabschnitt, das sogenannte Analsegment oder Telson, die Afteröffnung (Fig. 488 *A a*) trägt. Zwischen beiden Abschnitten erstreckt sich der segmentirte, primäre Rumpfabschnitt, welcher bei den Insecten ganz allgemein aus sechzehn Segmenten zu bestehen scheint. Von diesen stellen die drei vordersten die später in die Bildung des Kopfes mit einbezogenen Kiefersegmente (Fig. 488 *md*, mx_1, mx_2) dar, während die drei folgenden zu Thoraxsegmenten (p_1, p_2, p_3) sich entwickeln, so dass für den hintersten Körperabschnitt (das Abdomen) zehn Abdominalsegmente (ausser dem Telson) gerechnet werden müssen.

Die Zahl von zehn Abdominalsegmenten, nebst dem Telson, scheint für die Insecten durchaus die typische zu sein. Sie wurde u. A. neuerdings von Heider an dem Keimstreif von Hydrophilus und von Graber (No. 30) bei verschiedenen Formen (Lina, Stenobothrus, verschiedene Lepidopteren und Hylotoma) beobachtet. Hiermit stimmen auch die Beobachtungen von Wheeler (No. 95), Cholodkowsky (No. 19) und Carrière (No. 13) überein. In späteren Stadien der Embryonalentwicklung wird die Zahl der Abdominalsegmente bei einigen Formen anscheinend um eines vermindert, insoferne das zehnte Abdominalsegment mit dem Endsegmente verschmilzt. Dies scheint bei Hydrophilus und Lina der Fall zu sein, während nach Graber (No. 30) bei den Lepidopteren eine Verschmelzung des neunten und zehnten Abdominalsegmentes Platz greift, das Telson dagegen selbstständig bleibt.

In Bezug auf den primären Kopfabschnitt ist zu bemerken, dass man mit Rücksicht auf die von Patten (No. 67) neuerdings beobachtete und von mehreren Forschern bestätigte Gehirnsegmentirung eine Zusammensetzung dieses Abschnitts aus mehreren (drei) mit einander verschmolzenen Segmenten wird annehmen müssen. (Vgl. nach dieser Hinsicht das unten pag. 821 ff. über die Entwicklung des Gehirns Gesagte).

Es verdient erwähnt zu werden, dass nach den Angaben verschiedener Autoren, unter denen vor allem Wheeler (für Doryphora No. 95) und Carrière (für Chalicodoma No. 13) zu nennen sind, sich zwischen dem primären Kopfabschnitt und dem ersten eigentlichen Rumpfsegmente (welches das Mandibelsegment darstellt) ein rudimentäres und transitorisches Körpersegment, das sog. Vorkiefersegment, einschieben soll. Nach Carrière entspricht diesem Segmente ein rudimentäres Gliedmaassenpaar, sowie ein Ganglion der Bauchganglienkette. Letzteres soll zur Bildung der Schlundcommissur aufgebraucht werden.

Die Kopflappen treten gewöhnlich schon sehr frühzeitig (Fig. 487 *kl*) auf. Schon an dem noch völlig unsegmentirten Keimstreife ist gewöhnlich der spätere primäre Kopfabschnitt durch die Ausbreitung der Kopflappen charakterisirt. Häufig kann man auch beobachten, dass der Rumpfabschnitt des noch unsegmentirten Keimstreifs entsprechend jener Stelle, an welcher sich später die Thoraxsegmente ausbilden, eine schwache Verbreiterung auf-

weist (Fig. 487 *A* und *B*, *th*), so dass schon Ayers (No. 1) an dem noch unsegmentirten Keimstreif von Oecanthus eine primäre Kopfregion, ferner eine Kiefer-, Thorax- und Abdominalregion unterscheiden konnte. Es sind durch die verschiedene Mächtigkeit und Breite des Keimstreifs die späteren Körperregionen angedeutet. Auf dieser Vorbildung der Körperregionen, welche aber gewöhnlich (wie dies auch in Fig. 487 *A* der Fall ist) nicht durch quere Furchen abgegrenzt sind, sondern sich an dem bandförmigen, noch unsegmentirten Keimstreife als wellige Ausbuchtungen des Seitencontours erkennen lassen, beruht die von Graber (No. 26 und 30) aufgestellte Ansicht über die primäre Segmentirung des Insectenkeimstreifs. Nach Graber sollte das für die Arthropoden im Allgemeinen erkannte und besonders von Balfour betonte Gesetz der Entwicklung der Körpersegmente in der Reihenfolge von vorne nach hinten für die Insecten keine Giltigkeit haben. Hier sollte der Keimstreif zunächst in Macrosomiten zerfallen, als welche wir jene, schwach angedeuteten, schon von Ayers gekannten, den späteren Körperregionen entsprechenden Ausbiegungen des Keimstreifs anzuerkennen hätten. Die Makrosomiten sollten durch eine secundäre Segmentirung in Microsomiten (das sind die späteren Körpersegmente) zertheilt werden. Dieser eigenthümliche und von dem der übrigen Arthropoden abweichende Typus der Segmentirung sei als von einer hypothetischen Ahnenform ererbt zu betrachten. Wir können uns dieser Auffassung nicht anschliessen. Abgesehen davon, dass bei Hydrophilus (nach Heider), bei Chalicodoma (nach Carrière No. 13), bei Mantis (nach Viallanes No. 84) und bei Xiphidium, einem Locustiden, (nach Wheeler No. 94) von einem der definitiven Segmentirung vorhergehenden Zerfall des Keimstreifs in Macrosomiten nichts beobachtet werden konnte, so scheint uns, dass jene Verbreiterung des Keimstreifs an der Stelle, aus welcher später die Thoraxregion hervorgeht, blos auf eine Anhäufung von plastischem Material zurückzuführen sei, dass dieselbe jedoch nicht als Ausdruck einer wirklichen Segmentirung betrachtet werden darf. Anders läge die Sache, wenn auch das untere Blatt an diesem scheinbaren Zerfall in Macrosomiten sich betheiligte. Ein solches Verhalten wurde von Graber (No. 26) für Stenobothrus thatsächlich angegeben. Aus seinen neueren Mittheilungen (No. 30) scheint jedoch hervorzugehen, dass die Macrosomitenbildung am unteren Blatte bei Stenobothrus nicht ganz deutlich zu erkennen ist. Es bleiben also nach dieser Hinsicht nur die Mittheilungen Nusbaum's (No. 59) für Meloë übrig, welche jedoch, da bei Hydrophilus und Lina kein Macrosomitenzerfall des unteren Blattes zu bemerken ist, wohl noch einer Nachuntersuchung bedürfen.

Im Allgemeinen geht die Ausbildung der Körpersegmente an dem Keimstreife der Insecten in der Reihenfolge von vorne nach hinten vor sich. Dies wurde neuerdings besonders von Graber (No. 30) für verschiedene Formen (Stenobothrus, Hylotoma, Lina) beobachtet. So erfolgt z. B. bei Lina zunächst die Ausbildung der drei Kiefersegmente (Fig. 487 *B*, *k'—k'''*), zu denen im nächsten Stadium die drei Thoraxsegmente nebst den beiden vordersten Abdominalsegmenten hinzukommen (Fig. 487 *C*), während die übrigen Abdominalsegmente erst später zur Entwicklung gelangen. In anderen Fällen scheint die Ausbildung der Körpersegmente nach der ganzen Länge des Keimstreifs mehr gleichzeitig vor sich zu gehen. Doch sind unsere Kenntnisse nach dieser Hinsicht bisher noch sehr lückenhaft. Eine Ausnahme von der Regel macht Hydrophilus, indem bei dieser Form die Entwicklung der Körper-

segmente einer mittleren Region etwas verzögert erscheint, während die vorderen und hinteren Parthien des Keimstreifs in der Entwicklung rascher fortschreiten. Bei Pieris eilen nach Graber (No. 30) die Thoraxsegmente allen anderen in der Entwicklung voran. Bald darauf kommen die Kiefersegmente und erst zum Schluss die Abdominalsegmente zur Ausbildung.

B. Vorderdarm und Enddarm. Oberlippe.

Die nächsten an dem Keimstreifen nach vollendeter Segmentirung auftretenden Veränderungen beziehen sich auf die Entwicklung des Vorderdarms und Enddarms und der Gliedmaassenanlagen. Der Vorderdarm und der Enddarm werden als Ectodermeinstülpungen im Bereiche des primären Kopfabschnittes und des Endsegmentes angelegt (Fig. 487 *C*, *m*; Fig. 488 *A*, *m* und *a*). Im Allgemeinen scheint bei den Insecten die Ausbildung des Vorderdarmes der des Enddarmes ein wenig vorauszueilen (Fig. 487 *C*, *m*). Eine Ausnahme hiervon würden die Musciden darstellen, wenn sich die Beobachtungen Voeltzkow's (No. 85) und Graber's (No. 28) über das frühzeitige Auftreten der Enddarmeinstülpung bei diesen Formen bestätigen sollten.

Gewöhnlich fällt ungefähr in die Zeit des Auftretens der Vorderdarmeinstülpung auch das Erscheinen einer vor derselben gelegenen den Vorderrand der primären Kopfregion einnehmenden Vorwulstung, des sogenannten Vorderkopfes (Fig. 488 *vk*), welcher die gemeinsame Anlage der Oberlippe und des Clypeus darstellt. In vielen Fällen erscheint diese Anlage zunächst in der Form paariger Höckerchen (pag. 822, Fig. 502 *l*), welche erst später durch Verschmelzung in der Medianlinie zur Bildung einer unpaaren, aber in der Mitte noch etwas eingebuchteten Vorwölbung Anlass geben. So ist es bei den Coleopteren (Hydrophilus, nach Kowalevsky, Graber No. 25 und Heider, bei Lina nach Graber No. 30, bei Meloë nach Nusbaum No. 63, bei Acilius nach Patten No. 67), bei den Lepidopteren (nach Tichomiroff No. 79 und Graber No. 30), bei Chalicodoma (nach Carrière No. 13) und bei anderen Formen. Dagegen soll bei der Biene nach Grassi (No. 32), ferner bei Blatta (nach Cholodkovsky No. 19) und bei Mantis (nach Viallanes No. 84) die Anlage von ihrem Ursprunge an eine unpaare sein. Die Entstehung des Vorderkopfes, welcher von vielen Autoren einfach als „Oberlippenanlage" bezeichnet wird, aus einer paarigen Anlage, hat vielfach die, wie uns scheint, nicht genügend begründete Deutung veranlasst, dass derselbe einem präoralen Extremitätenpaare gleichzusetzen sei. Nach dieser Richtung sind neuerdings vor Allem Patten (No. 67, welcher den Vorderkopf einfach als erstes Antennenpaar bezeichnet) und Carrière (No. 13) zu nennen. Uns scheint die Oberlippe der Insecten ihr Homologon in den Oberlippenbildungen der übrigen Arthropoden (speciell der Crustaceen) zu finden, für welche nirgends eine derartige Deutung zutrifft.

Es muss erwähnt werden, dass bei manchen Insecten in früheren embryonalen Stadien dicht hinter dem Munde eine aus paarigen Anlagen entstehende, wie es scheint, provisorische Unterlippenbildung sich findet (nicht zu verwechseln mit der definitiven Unterlippe der Insecten, welche durch Verschmelzung des zweiten Maxillenpaares entsteht). Diese Unterlippenbildung wurde zuerst von Bütschli (No. 11) bei der Biene erkannt (seine sog.

inneren Antennen) und später von Tichomiroff bei den Lepidopteren aufgefunden. Heider beschreibt sie als „seitliche Mundlippen" bei Hydrophilus, während sie neuerdings auch Nusbaum (No. 63) bei Meloë beobachtet hat. Diese Unterlippenbildung liesse sich am ehesten den Paragnathen der Crustaceen vergleichen, wenngleich eine Homologisirung mit diesen wohl als ausgeschlossen erscheinen dürfte.

C. Extremitäten.

Die Gliedmaassen erscheinen als taschenförmige, im Allgemeinen nach hinten gerichtete Ausstülpungen der Segmentoberfläche. Als vorderstes echtes Gliedmaassenpaar ist die Antennenanlage zu betrachten, welche dem primären Kopfabschnitte angehört und nahe dem hinteren Rande der Kopflappen, an der Stelle, wo dieselben in das Mandibularsegment übergehen, entspringt (Fig. 488 *an*, Fig. 489 *at*). Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die Antennenanlage bei ihrem ersten Erscheinen — was schon Weismann (No. 87) betont hat — postoral gelagert ist (Fig. 489 *at*) und erst später neben den Mund rückt, um schliesslich vor, respective über demselben eingefügt zu erscheinen. Die Antennenanlage stimmt ihrem Aussehen, ihrer Entwicklung und ihrer Lagerung nach durchaus mit den übrigen Gliedmaassenanlagen überein.

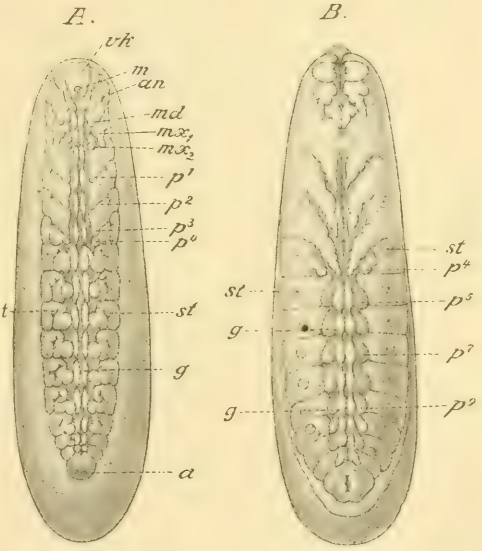


Fig. 488. Hydrophilusembryonen mit Extremitätenanlagen (nach Heider, aus Lang's Lehrbuch).

a Afteröffnung, *an* Antenne, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *m* Mundöffnung, *md* Mandibel, mx_1 erste, mx_2 zweite Maxille, p_1, p_2, p_3 erstes bis drittes Thoraxbeinpaar, p_4, p_5, p_7, p_9 Extremitätenrudiment des ersten, zweiten, vierten und sechsten Abdominalsegmentes, *st* Stigmen, *vk* Vorderkopf.

Die wichtige Entdeckung Weismann's, dass die Antennenanlage ursprünglich eine postorale Lagerung einnimmt, hat neuerdings von Seiten verschiedener Forscher (Graber No. 25 und Heider No. 38 für Hydrophilus, Patten für Acilius No. 67, Graber für Stenobothrus, Lepidopteren, Hylotoma No. 30, Nusbaum No. 63 für Meloë, Wheeler No. 95 für Doryphora, Carrière No. 13 für Chalicodoma u. A.) eine Bestätigung erfahren. Es liefert dieses Lagerungsverhältniss, sowie die Uebereinstimmung der Antennenanlage mit den übrigen Gliedmaassenanlagen nach dem gesammten Entwicklungsgange eine wichtige Stütze für unsere schon oben bei Peripatus (pag. 696 ff.) ausgesprochene, aber auch für die Insecten zutreffende Ansicht, dass die Antenne eine erst secundär vor den Mund gerückte, den übrigen Rumpfgliedmaassen völlig

homonome Bildung[1]) sei, und demnach nicht auf die primären Kopftentakel der Anneliden zurückgeführt werden könne.

Carrière (No. 13) hat für Chalicodoma das Vorhandensein eines präantennalen Gliedmaassenrudimentes angegeben. Nach ihm repräsentirt die Anlage des Vorderkopfes das erste Gliedmaassenpaar, das präantennale Rudiment das zweite, die Antenne das dritte, die transitorische Gliedmaasse des hypothetischen Vorkiefersegmentes (vgl. oben pag. 790) das vierte und die Mandibel das fünfte Paar der Gliedmaassenreihe. Wir möchten diese Angaben nicht ohne weitere Bestätigung als Schema für die Gliedmaassenreihe der Insecten ansehen.

Von den nach hinten folgenden Extremitätenanlagen werden die drei folgenden Paare als Kiefer (Mandibeln, erste Maxille, zweite Maxille, Fig. 488, 489 *md*, mx_1, mx_2) umgebildet. Entsprechend ihrer späteren Gestalt nehmen die Anlagen im Embryo frühzeitig eine complicirtere Ausbildung an, indem die Mandibeln gezähnt, die Maxillen gelappt erscheinen. Die zweiten Maxillen verschmelzen in späteren Stadien mit einander zur Bildung der Unterlippe. Eine mächtige Entwicklung gewinnen in den meisten Fällen die folgenden drei Extremitätenpaare (Thoraxbeinpaare Fig. 488, 489 p_1, p_2, p_3), an denen sich bald die ersten Spuren der späteren Gliederung bemerkbar machen.

Bei den Libelluliden erscheint die Anlage der zweiten Maxille im Embryo mächtig vergrössert (pag. 777, Fig. 480 mx^2), so dass sie nach ihrem Aussehen mehr mit den Thoraxextremitäten als mit den übrigen Kieferanlagen übereinstimmt. Wahrscheinlich steht die mächtige Entwicklung dieses Extremitätenpaares im Zusammenhang mit dem beträchtlichen Umfang, welchen die aus demselben sich entwickelnde Unterlippe (Fangmaske) in der Larve gewinnt (vgl. unten pag. 850).

Hinsichtlich der Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Extremitäten sind unsere Kenntnisse bisher noch ziemlich lückenhaft. Im Allgemeinen ist auch hier vielfach das Gesetz der Entwicklung in der Reihenfolge von vorne nach hinten zu erkennen. Bei vielen Formen scheint die Antenne zuerst angelegt zu werden, während die Kiefer- und Beinanlagen sämmtlich gleichzeitig, aber etwas später zur Ausbildung kommen. So ist es bei Hydrophilus, bei Melolontha und Stenobothrus der Fall. Bei Lina gehen nach Graber (No. 30) die Mandibeln in ihrem Erscheinen den Antennen voraus. Bei den Libelluliden treten nach Brandt (No. 7) zunächst die Anlagen der Thoraxbeine, dann die der Kiefer und erst später die der Antennen auf. Dagegen treten bei jenen Insecten, deren Larven fusslos sind, die Anlagen der Thoraxbeinpaare verspätet und verkümmert auf (Apis und Chalicodoma), oder es unterbleibt die Anlage vollkommen (Musciden). Im ersteren Falle wird das Extremitätenrudiment noch vor dem Ausschlüpfen der Larve rückgebildet. Es würde von Interesse sein, zu untersuchen, in welcher Beziehung diese sich rückbildende Anlage zu den in den späteren Embryonalstadien sich entwickelnden Imaginalscheiben der Thoraxbeine steht, worüber — so viel uns bekannt — bisher keine Angaben vorliegen.

Bald nach dem Auftreten der Thoraxextremitäten machen sich auch an den Abdominalsegmenten rudimentäre Extremitätenanlagen

[1]) Von diesem Gesichtspunkte aus ist eine von Kriechbaumer bei Bombus beobachtete Missbildung (Entomol. Nachr. 15. Jg.) nicht ohne Interesse, bei welcher eine Antenne beinähnlich deformirt war und an ihrem Ende zwei wohl entwickelte Klauen trug.

(Fig. 488 p_4—p_9, Fig. 489 $A\,a_1$—a_8) bemerkbar. Dieselben entsprechen in den meisten Fällen der Lage und der Art ihrer Entwicklung nach durchaus den Extremitätenanlagen der vorhergehenden Segmente, so dass wir sie denselben als vollkommen gleichwerthig erachten dürfen. Die erste Angabe über die Extremitätenanlage des ersten Abdominalsegmentes rührt von Rathke (für Gryllotalpa), die erste Mittheilung über das Vorhandensein von Extremitätenrudimenten an sämmtlichen Abdominalsegmenten von Bütschli (No. 11 für die Biene) her. Neuerdings sind diese Angaben vielfach an den verschiedensten Insectenformen bestätigt worden (vgl. über die sehr ausgedehnte Litteratur dieses Punktes vor Allem Graber No. 25 und 30, Wheeler No. 91 und Carrière No. 15). Es ist zunächst, wie schon Graber betont hat, hervorzuheben, dass bei den Orthopteren und Coleopteren, sowie zum Theil bei den Hemipteren die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes gegenüber denen der folgenden Segmente eine mächtigere und in den späteren

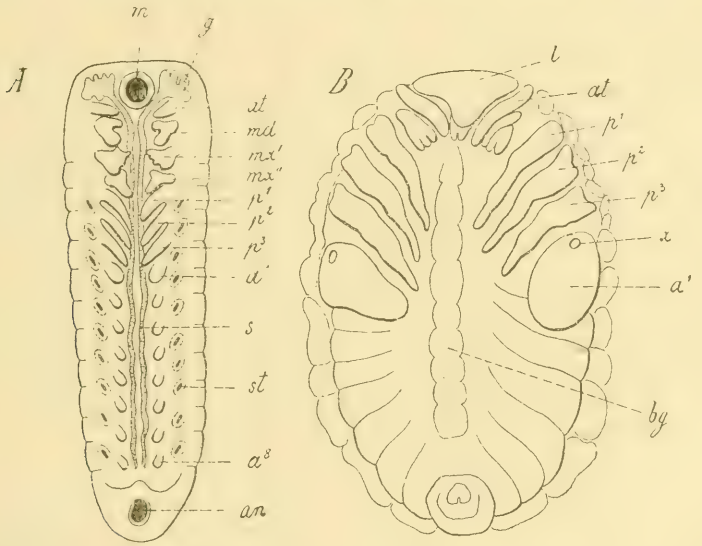


Fig. 489. Zwei Entwicklungsstadien des Keimstreifs von Melolontha (nach Graber).

A jüngeres Stadium mit acht Paaren von Abdominalbeinanlagen (a^1—a^8). *B* älteres Stadium. Der Keimstreif ist sehr verbreitert.

a^1 Extremität des ersten Abdominalsegmentes (in *B* sackförmig erweitert), a^8 Extremität des achten Abdominalsegmentes, *an* After, *at* Antenne, *bg* Bauchganglienkette, *g* Gehirn, *l* Oberlippe, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx'* erste, *mx''* zweite Maxille, p^1, p^2, p^3 erstes, zweites, drittes Thoraxbeinpaar, *s* Seitenstränge der Bauchmarkanlage, *st* Stigmen, *x* Anheftungsstelle der sackförmigen Extremität des ersten Abdominalsegmentes.

Stadien eigenartige Ausbildung erlangen, während bei den Lepidopteren und Hymenopteren die Extremitätenanlagen des ersten Abdominalsegmentes zum Theil in geringerer Entfaltung, niemals aber in stärkerer Ausbildung auftreten, als die der folgenden Segmente.

Bei den ersteren Formen weisen die Anlagen des ersten Abdominalsegmentes — wie dies bei rudimentären Organen überhaupt häufig zu beobachten ist — in ihren späteren Entwicklungszuständen eine beträchtliche

Variabilität auf. Am meisten beinähnlich erscheinen sie bei Mantis, wo sich nach Graber sogar eine übrigens auch bei anderen Formen bemerkbare Andeutung einer Gliederung vorfindet, indem der fingerförmige Fortsatz durch eine quere Einschnürung in zwei Abschnitte getheilt erscheint. Eine ganz excessive Entwicklung nehmen die fraglichen Gebilde bei Melolontha (Fig. 489 *B*, a^1) nach Graber, wo sie sich zu grossen, im Innern mit Blut gefüllten Säcken umbilden, deren Wand aus mächtig vergrösserten, grobkörnigen Elementen zusammengesetzt erscheint. In vielen anderen Fällen nehmen die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes eine Ausbildung an, welche durchaus für ihre Bedeutung als Drüse zu sprechen scheint, indem die Wand ihrer distalen Parthie aus sehr vergrösserten, häufig pigmentirten, grobgranulirten, drüsigen Zellen gebildet erscheint. Die Anhänge erscheinen dann pilzhutförmig gestaltet (Gryllotalpa, Hydrophilus) oder sie nehmen, wenn die distale drüsige Fläche sich einsenkt, die Gestalt eines gestielten Bechers an (Meloë nach Nusbaum). Schliesslich können sie überhaupt durch ein unter die Körperoberfläche eingesenktes Säckchen (Tenebrio nach Carrière) oder ein ähnlich gestaltetes solides Gebilde [Cicada und Zaitha (eine Wasserwanze) nach Wheeler] repräsentirt sein. Die einzelnen Formen dieses Gebildes sind unter einander durch mehrfache Uebergangsformen verknüpft. Verschiedentlich wurde die Ausscheidung eines gallertartigen (bei Meloë nach Nusbaum, bei Cicada nach Wheeler) oder eines fädigen Secretes (Zaitha nach Wheeler) beobachtet. Die physiologische Bedeutung dieser Organe erscheint trotz der zahlreichen, über dieselben bekannt gewordenen Beobachtungen noch durchaus dunkel; man hat sie als embryonale Respirationsorgane (Kiemen) oder als Drüsen in Anspruch genommen. Im Allgemeinen werden wir uns davor hüten müssen, den Involutionsformen eines zu einer gewissen Mächtigkeit angewachsenen, rudimentären Organes eine allzugrosse physiologische Bedeutung beizumessen. Es sei darauf hingewiesen, dass der Charakter der hier als drüsig betrachteten Zellen sehr mit dem der Elemente des Rückenorganes (eingestülpte Serosa) vor seinem beginnenden Zerfalle übereinstimmt. Die in Rede stehenden Anhänge werden stets vor dem Ausschlüpfen der Larve vollständig rückgebildet.

Das Gleiche ist in der Regel auch mit den in den meisten Fällen beträchtlich kleineren Anhängen der hinteren Abdominalsegmente der Fall. Möglicherweise nehmen sie bei ihrem Verschwinden an der Ausbildung der seitlichen Theile der Bauchplatten einen gewissen Antheil, wie diess Haase (No. 153) unter Hinweis auf das Verhalten von Machilis und Blatta vermuthet und Graber (No. 30) neuerdings für Melolontha wahrscheinlich gemacht hat.

Hinsichtlich der Entwicklung der abdominalen Extremitäten (Scheinfüsse, pedes spurii) bei den Lepidopterenraupen und den Afterraupen der Blattwespen scheint aus den Untersuchungen von Kowalevsky (für Sphinx), Tichomiroff (für Bombyx) und Graber (No. 30 für Bombyx und Hylotoma) hervorzugehen, dass zunächst an sämmtlichen oder den meisten Abdominalsegmenten Extremitätenrudimente erscheinen, dass sie jedoch an jenen Segmenten, welche in der Larve der Extremitäten entbehren, sehr bald verschwinden, während sie an den übrigen Segmenten sich in die bleibenden Scheinfüsse umwandeln. Dieser Auffassung stehen die Beobachtungen Gossens' und Knatz's, nach denen einzelne Paare dieser Scheinfüsse erst während des Larvenlebens zur Entwicklung kommen, anscheinend ungünstig gegenüber. Wir müssten hier, wie dies auch Graber (No. 30) hervorhebt, eine längere Zeit in latentem Zustande verbleibende embryonale Anlage supponiren. Im Allgemeinen scheinen uns doch die embryologischen Daten für

die Ansicht Balfour's, der sich neuerdings Cholodkowsky (No. 19) angeschlossen hat, und Graber (No. 30) zuneigt, zu sprechen, dass die abdominalen Anhänge der Lepidopteren- und Hymenopterenraupen als echte Extremitäten in Anspruch zu nehmen seien. Wir haben für das Verschwinden und die Wiederentwicklung einer Extremität aus einer inzwischen latent verbliebenen Anlage bei den Crustaceen verschiedene Beispiele kennen gelernt (Mandibulartaster der Decapodenlarven pag. 495, Maxillarfüsse der Stomatopoden pag. 485). Ein ähnliches Beispiel liefern unter den Insecten die Thoraxbeine bei vielen Hymenopteren, welche im Embryo angelegt werden, später verschwinden, um in der Imago wieder aufzutreten. Den gleichen Process werden wir auch zur Erklärung für das phylogenetische Auftreten der Abdominalbeine der Raupen und Afterraupen herbeizuziehen haben. Denn es dürfte wohl kaum zweifelhaft erscheinen, dass wir die Lepidopteren und Hymenopteren, sowie sämmtliche Heteromorpha von homomorphen Ahnenformen abzuleiten haben, welche im Larvenzustande der Abdominalbeine entbehrten. Die Larvenform der Raupe muss uns demnach, trotz ihrer scheinbaren Aehnlichkeit mit Peripatus, als ein in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse secundär erworbener Entwicklungszustand erscheinen (vgl. unten pag. 858).

Eine besondere Erwähnung verdienen die Anhänge des letzten Abdominalsegmentes (After- oder Endsegment), welche bei vielen Insectenordnungen, besonders bei den tieferstehenden (Orthoptera genuina, Ephemeriden, Odonaten, Plecoptera), zeitlebens als sog. Raife (Cerci) persistiren. Es muss noch — bei der Ausnahmestellung des Endsegmentes — als zweifelhaft bezeichnet werden, ob wir diese Anhänge den übrigen echten Extremitäten als gleichwerthig erachten dürfen. Nach den Untersuchungen von Cholodkowsky (No. 19) scheint die Entwicklung derselben bei Blatta für diese Ansicht zu sprechen. Sie treten hier nicht nur in völlig gleicher Gestalt wie die übrigen Abdominalanhänge auf, sondern es erstreckt sich auch in sie, wie in die übrigen Extremitätenanlagen ein Fortsatz des in dem Endsegment zur Entwicklung kommenden Cölomsäckchens. Den Cerci sind vielleicht die unter oder neben dem After gelegenen hinteren Extremitäten der Lepidopterenraupen homolog, die sog. Nachschieber, welche sich nach Graber (No. 30) an dem Endsegmente entwickeln. Ihnen entsprechen die dreigliedrigen Analraife der Tenthredinidengattung Lyda und die für andere Formen als Afterspitzchen bezeichneten Bildungen (Nematus nach Zaddach, und Hylotoma nach Graber No. 30). Dagegen sind die sog. Nachschieber vieler Blattwespenlarven ein dem zehnten oder vorletzten Abdominalsegment zugehöriges Anhangspaar.

In einer gewissen Beziehung zu den abdominalen Extremitätenanlagen stehen auch die bei vielen Orthopteren sich findenden und bei den Männchen zeitlebens persistirenden, stets ungegliederten Anhänge der Bauchplatten des neunten Abdominalsegmentes, welche als Styli bezeichnet werden. Nach Cholodkowsky (No. 19) gehen sie bei Blatta aus der embryonalen Extremitätenanlage dieses Segmentes hervor. Dagegen will Haase (No. 153) dieselben ebenso wie die an den Abdominalsegmenten der Thysanuren sich findenden Anhänge (Ventralgriffel), nicht als Rudimente wirklicher Extremitäten, sondern nur als sog. „Hüftsporne“ betrachtet wissen.

Es würde sich hier die Frage anschliessen, inwieweit die äusseren Geschlechtsanhänge, die sog. Gonapophysen, auf abdominale Extremitätenanlagen zurückzuführen sind. Wir wissen aus den Untersuchungen von Kraepelin und Dewitz (No. 103), dass die Legeröhren der Hymenopteren und Locustiden, sowie die entsprechenden Genitalanhänge der Männchen dieser

Formen aus Imaginalscheiben des achten und neunten Abdominalsegmentes hervorgehen, welche bei ihrem ersten Auftreten in der Larve grosse Aehnlichkeit mit jenen Imaginalscheiben der Corethralarve aufweisen, aus denen die Thoraxbeine erzeugt werden (vgl. unten pag. 862). Es wurden daher vielfach (so z. B. von Bütschli No. 11) die Gonapophysen dieser Formen auf echte abdominale Extremitätenanlagen bezogen. Zur Begründung dieser Annahme wäre der bisher noch nicht geführte Nachweis erforderlich, dass die erwähnten Imaginalscheiben sich aus den im Embryo vorhandenen, abdominalen Extremitätenanlagen entwickeln. Es sei erwähnt, dass neuerdings Haase (No. 153) im Anschlusse an Uljanin, aber wie uns scheint, mit nicht ausreichender Begründung, die Richtigkeit dieser Auffassung für die Gonopophysen in Abrede stellt, sondern dieselben blos als secundär erworbene, äussere Anhangsbildungen betrachtet wissen will.

Wir werden dem Vorhandensein von abdominalen, später sich rückbildenden Extremitätenanlagen am Insectenembryo eine gewisse phylogenetische Bedeutung nicht absprechen können. Bei der nahen Verwandtschaft der Insecten mit den Myriopoden und Peripatus werden wir in dem Auftreten dieser Anlagen die ontogenetische Recapitulation der Verhältnisse einer Insectenahnenform erblicken, bei welcher noch sämmtliche Körpersegmente mit wohlentwickelten, der Gestalt nach den jetzigen Thoraxbeinen ähnlichen Beinpaaren versehen waren. Ein gewisses Gewicht werden wir auf die Thatsache zu legen haben, dass bei den Orthopteren die embryonale Extremitätenanlage des ersten Abdomialsegmentes stets mächtiger entwickelt ist, als die der folgenden Segmente und bei Mantis direct beinähnlich gestaltet erscheint. Da sich bei Campodea (vgl. Haase No. 153) an diesem Segmente ein echtes Beinrudiment erhalten hat, so ist es gestattet, die Frage aufzuwerfen, ob bei der Rückbildung der Abdominalextremitäten in der Ahnenreihe der Insecten dem hexapoden Zustand nicht zunächst ein octopoder vorherging. Es würde hieraus sich erklären, dass das in Rede stehende Segment in manchen Punkten seiner Entwicklung sich mehr den Thoraxsegmenten, als den Abdominalsegmenten anschliesst.

An den Abdominalsegmenten der Thysanuren finden sich kleine bewegliche Fortsätze (Ventralgriffel), welche vielfach als Extremitätenrudimente in Anspruch genommen worden sind. Neuerdings spricht ihnen Haase (No. 153) mit Rücksicht auf das Vorkommen ähnlicher Bildungen an den Coxen der Beine von Scolopendrella, sowie an den beiden hinteren Thoraxbeinpaaren von Machilis diese Bedeutung ab und deutet sie lediglich als beweglich gewordene Hüftsporne. Eine definitive Entscheidung dieser Frage ist erst durch die Entwicklungsgeschichte zu erwarten.

Die Extremitätenanlagen, welche sich als sackförmige Ausstülpungen der Oberfläche des Keimstreifs darstellen, sind in ihrem Inneren vom Beginn ihrer Entwicklung an mit Mesoderm erfüllt. Während bei den meisten Insecten anfangs nur ungeordnete Zellmassen des Mesoderms in das Innere der Extremitätenanlage eintreten, schliessen sich die Orthopteren insofern mehr an die Myriopoden und an Peripatus an, als hier Divertikel der Cölomsäckchen in die Extremitätenanlage aufgenommen werden (Cholodkowsky No. 19, Graber No. 26 und 30).

D. Nervensystem und Tracheeneinstülpungen.

Die Anlagen dieser beiden Organsysteme tragen wesentlich zur Ausbildung des Reliefs des Insectenkeimstreifs bei. Das Nervensystem macht sich in der Anlage meist schon frühzeitig, vor dem Auftreten der Extremitätenanlagen bemerkbar. Wir erkennen als Anlage der Bauchganglienkette zwei neben der Medianlinie nach der Länge des Keimstreifs verlaufende Wülste (Primitivwülste Fig. 489 *A*, *s*) und eine zwischen beiden gelegene Rinne (Primitivrinne, Neuralrinne). Schon frühzeitig macht sich an den Primitivwülsten die Segmentirung bemerkbar, indem erweiterte Stellen (die Anlagen der Bauchganglien) mit eingeengten Stellen (Längscommissuren) segmentweise abwechseln (Fig. 488 *A*, *g*). Die Primitivwülste treten nach vorne direct in die Kopflappen ein; dieser Theil muss als Anlage der Schlundcommissur betrachtet werden. Er geht in die als beträchtliche Ectodermverdickung im Bereich der Kopflappen erkennbare Gehirnanlage über, deren genauere Gestaltung unten (pag. 821 ff.) dargestellt werden soll. Die Gehirnanlage und die Anlage der Bauchganglienkette sind demnach bei den Insecten von ihrem ersten Auftreten an im Zusammenhang.

Die Tracheen werden als segmentweise sich wiederholende Ectodermeinstülpungen angelegt (Fig. 488, 489 *st*). Die Mündungen der Einstülpungen werden später zu den Stigmen. Die Tracheeneinstülpungen kommen ganz allgemein an dem ersten bis achten Abdominalsegmente vor. Im Thorax, für welchen wir als ursprüngliches Verhalten wohl auch das Vorhandensein von je einem Paar von Einstülpungen in jedem Segmente annehmen dürfen, erscheinen die Verhältnisse nach den einzelnen Gruppen verschieden. Bei den Lepidopteren wird am Prothorax eine Tracheeneinstülpung angelegt, während der Meso- und Metathorax einer solchen entbehren. Dagegen besitzen die Embryonen der meisten Coleopteren und der Hymenopteren (Apis nach Bütschli, Hylotoma nach Graber No. 30) keine Tracheenanlage am Prothorax, jedoch weisen sie dieselbe am Meso- und Metathorax auf. Die gleichen Verhältnisse zeigt der Embryo von Mantis (nach Graber No. 30).

Die Tracheeneinstülpungen entwickeln sich in der Regel erst nach dem Auftreten der Extremitätenanlagen. Eine Ausnahme hiervon macht Apis, wo im Bereich des Thorax die Tracheeneinstülpungen früher vorhanden sind als die verspäteten Beinanlagen. Meist treten sämmtliche Tracheeneinsenkungen ziemlich gleichzeitig auf. Nur selten lässt sich ein Hinweis auf die Reihenfolge der Entwicklung von vorne nach hinten erkennen. So tritt bei Hydrophilus das mesothoracale Stigma etwas früher auf (Graber No. 25), als die Stigmen der übrigen Segmente.

Bei Coleopteren haben Heider (No. 38) und Wheeler (No. 95) Rudimente von Tracheeneinstülpungen an dem neunten und zehnten Abdominalsegmente vermuthet.

Es muss hier erwähnt werden, dass man gewisse im Kopfe auftretende Ectodermeinstülpungen auf umgewandelte und zu einer anderen Function herangezogene Tracheenbildungen zurückgeführt hat. Noch neuerdings betrachtet Carrière (No. 13) die Speicheldrüsen und die Tentoriumeinstülpungen von diesem Gesichtspunkte aus. Andererseits wurden auch die Malpighi'schen Gefässe mit Tracheeneinstülpungen homotyp betrachtet (Bütschli, Grassi). Wir werden unten eingehender begründen, warum wir uns dieser Auffassung nicht anschliessen.

E. Uebergang zur definitiven Körperform.

Die Ausbildung der definitiven Körpergestalt vollzieht sich durch eine Umwachsung des gesammten Nahrungsdotters durch den Keimstreif. Wir haben oben (pag. 772) gesehen, dass in späteren Entwicklungsstadien der Keimstreif in der Regel derart gelagert erscheint, dass sein Vorderende dem vorderen Eipole, sein Hinterende dem hinteren Eipole entspricht. Indem sich nun am Keimstreifen ein beträchtliches Breitenwachsthum geltend macht, schieben sich die Seitenränder desselben an der Oberfläche des Nahrungsdotters dorsalwärts empor (vgl. pag. 803, Fig. 492 *A—F* und pag. 838 ff., Fig. 511, 512, 513 und 514). Auf diese Weise werden die Seitentheile und (später) die Rückenparthie des Larvenkörpers gebildet. Der Nahrungsdotter gelangt bei dieser Umwachsung vollständig in das Innere des Embryos und erfüllt zum Schlusse das Lumen der Mitteldarmanlage (Fig. 492 *F*). Der infolge der Umwachsung des Nahrungsdotters durch den Keimstreif bewerkstelligte Verschluss des Rückens ist so innig mit der Rückbildung der Embryonalhüllen verknüpft, dass wir auf diese Vorgänge unten noch genauer zurückkommen müssen.

Eine etwas andere nicht ausschliesslich auf dem Breitenwachsthum des Keimstreifs beruhende Art der Ausbildung des Rückenantheils findet sich im Bereiche des Kopfabschnittes. Hier nehmen die Kiefersegmente an der Ausbildung des Rückenantheils nur in geringem Maasse Theil. Der Abschluss des Rückens wird hier durch die dorsalwärts übergeschlagenen Kopflappen, sowie durch den Vorderkopf bewerkstelligt. Hier wird demnach das Vorderende des Keimstreifs dorsalwärts übergeschlagen. Es entwickelt sich eine förmliche dorsale Scheitelbeuge, auf welche zuerst Weismann, später Hatschek und Heider (No. 38) hingewiesen haben. Bei dieser Abknickung des Vorderendes tritt der dem Mund zunächst gelegene Theil des Vorderkopfes als querer Wulst (Oberlippe) hervor. Der früher vorderste Antheil des Vorderkopfes wird nun zu dem weiter hinten gelegenen Clypeus. Die Kopflappen machen bei dieser Bewegung nach der Dorsalseite eine rotirende Bewegung, in Folge deren die Antennenanlagen vor resp. über den Mund rücken.

5. Rückenabschluss und Involution der Embryonalhäute.

Bei den meisten der früher betrachteten Arthropoden (Crustaceen, Arachniden, Myriopoden etc.) geht die Entwicklung unter Ausbildung eines sogenannten Keimstreifs, aber ohne Entwicklung eigentlicher Embryonalhüllen vor sich. Die Oberfläche des gesammten Eies wird dann zum Theil von der streifenförmigen Embryonalanlage, zum anderen Theil jedoch von einer unverändert gebliebenen Blastodermparthie bedeckt. Die Rückenbildung geht hier in der Weise vor sich, dass der Keimstreif bei fortschreitendem Breitenwachsthum sich über eine immer grössere Parthie der Eioberfläche ausbreitet, während der Bereich des unveränderten Blastodermabschnittes immer mehr eingeengt wird. Im Allgemeinen wird angenommen, dass der letztere an dem Rückenabschlusse Theil nimmt, indem er unter histologischen Umwandlungen zur Bildung von Keimstreifectoderm herangezogen wird. Möglicherweise unterliegt aber auch bei diesen Formen ein Theil dieses Blastoderms einer allmählichen Rückbildung. Wir haben wenigstens (vgl. oben pag. 350) vermuthungsweise die Bildung des sogenannten Dorsalorgans gewisser

Crustaceen auf derartige Rückbildungsvorgänge bezogen. Eine ähnliche Form der Rückenbildung findet sich vielleicht auch bei den Poduriden, bei denen ein in frühen Embryonalstadien sich entwickelndes Dorsalorgan beobachtet ist, welches mit einer den Embryo umhüllenden Larvencuticula in Verbindung steht (Lemoine No. 51), im Uebrigen aber seiner Bedeutung nach noch ziemlich dunkel ist (vgl. oben pag. 769).

Bei den meisten Insecten liegen die Verhältnisse insofern complicirter, als hier an der Grenze des Keimstreifs und des unveränderten Blastodermabschnittes sich die Amnionfalte erhebt, deren Rückbildung mit der Herstellung des Rückenabschlusses in inniger Weise verknüpft ist.

Einen sehr einfachen Fall der Rückenbildung, den wir aber gewiss nicht als einen ursprünglichen betrachten dürfen, finden wir bei den Musciden und einigen anderen Dipteren, deren Amnionfalte in rudimentärer Weise zur Entwicklung kommt (vgl. oben pag. 783). Hier wird (nach Kowalevsky No. 49 und Graber No. 28) die Amnionfalte einfach wieder ausgeglättet. Amnion und Serosa stellen dann zusammen ein einfaches Epithel dar, welches durchaus dem unveränderten Theil des Blastoderms bei den Crustaceen, Arachniden und Myriopoden entspricht und auch hier den gleichen Antheil an der Rückenbildung zu nehmen scheint. Complicirtere und sehr mannigfaltige Verhältnisse der Rückenbildung und der Involution der Embryonalhüllen finden wir bei den übrigen Insecten, bei denen wir nach dieser Hinsicht vier verschiedene Typen unterscheiden müssen.

A. Involution unter Ausbildung eines continuirlichen, dorsalen Amnion-Serosasackes.

Wir haben bei der Darstellung der Libelluliden-Entwicklung (oben pag. 777, Fig. 480 *C*) gesehen, dass nach erfolgter Umrollung, die mit einander verwachsenen Embryonalhüllen (Amnion und Serosa) eine Membran darstellen, welche den dorsalwärts gelegenen Dottersack umhüllt (*am* + *se*). Die Verhältnisse sind alsdann ziemlich ähnlich, wie bei den Musciden nach Ausglättung der Amnionfalten. Man kann an dieser Membran den von der Serosa und von dem Amnion gelieferten Theil deutlich unterscheiden. Denn während der Serosa-Antheil sich durch fortschreitende Contraction zur Bildung einer Rückenplatte[1]) ungemein verdickt, hat das Amnion den Charakter eines zarten Plattenepithels beibehalten (vgl. auch pag. 780, Fig. 482 *C* und *D*, *am*, *r*).

Die weiteren Schicksale der Embryonalhüllen bei den Libelluliden sind nicht beobachtet worden. Wir können aber unsere Schilderung durch Herbeiziehung anderer Formen, welche die gleichen Entwicklungs-

Fig. 490. Schematische Darstellung der Ausbildung des Rückenrohres durch Einstülpung der Rückenplatte (umgewandelte Serosa). Im Anschlusse an Stad. Fig. 480 *C* und Fig. 482 *D*.

am Amnion (nun den provisorischen Rückenverschluss bildend), *r* Rückenrohr, dessen Zellen sind schon theilweise desaggregirend.

[1]) Das Dorsalorgan der Poduridenembryonen scheint eine Bildung eigener Art zu sein, welche nicht auf die hier in Rede stehende Rückenplatte zu beziehen ist. Hierfür spricht sein frühzeitiges Auftreten (vgl. Lemoine No. 51).

verhältnisse aufweisen, ergänzen. Der Nahrungsdotter gelangt bei fortschreitender Entwicklung immer mehr in das Innere des Embryos, genauer gesprochen des sich entwickelnden Mitteldarms. Es wird in Folge dessen der Dottersack verkleinert, und da durch die Aufnahme des Nahrungsdotters in das Innere des Mitteldarms — bildlich gesprochen — auf die Rückenplatte eine Art Saugwirkung ausgeübt wird, stülpt sich dieselbe nach Innen ein und bildet ein dickwandiges Säckchen, das sogenannte Rückenrohr (Rückenorgan, Dorsalorgan Fig. 490 *r*), dessen Wände bald einem Zerfall unterliegen, indem die degenerirenden Serosazellen den epithelialen Zusammenhang aufgeben und als vereinzelte Zelltrümmer mit dem übrigen Nahrungsdotter in das Innere des Darmcanals aufgenommen werden. Gleichzeitig mit diesem Zerfall, der zum völligen Untergang des Rückenorgans führt, scheint sich die äussere Einstülpungsöffnung vollständig zu schliessen. Auf diese Weise wird der Serosa-Antheil der Wand des

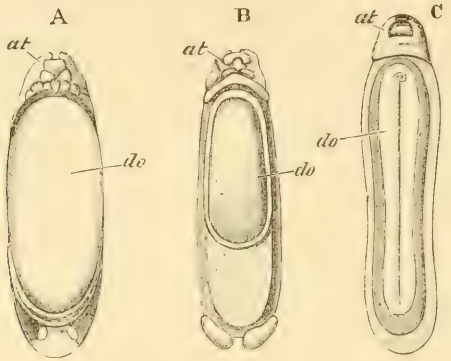


Fig. 491. Drei Embryonen von Hydrophilus in späteren Stadien, von der Dorsalseite gesehen (nach Kowalevsky, aus Balfour's Handbuch).

A die Serosa hat sich an die Dorsalseite zurückgezogen und zur Bildung der Rückenplatte (*do*) verdickt. *B* die Rückenplatte (*do*) wird von der dorsalwärts überschlagenen Amnionfalte theilweise überwachsen (vgl. Fig. 492 *D*). *C* das Rückenrohr ist vollkommen entwickelt und mündet nur mit einem vorderen Porus nach Aussen (vgl. Fig. 492 *E*).

at Antennen, *do* Rückenorgan in verschiedenen Stadien der Ausbildung.

Dottersackes dem Untergang entgegengeführt. Es verbleibt nun noch der Amnionantheil dieser Wand, welcher mit dem Ectoderm der Embryonalanlage in directer Communication stehend, einen provisorischen Rückenabschluss darstellt. Es muss noch durchaus als zweifelhaft erscheinen, inwieweit dieser provisorische Abschluss in den späteren definitiven übergeht, d. h. ob und inwieweit das Amnion in definitives Ectoderm umgewandelt wird (eine Ansicht, welcher neuerdings vor Allem Graber No. 27 zuneigt). Da es als ein sehr merkwürdiges Verhalten erscheinen müsste, wenn die spätere Rückenhaut in früheren embryonalen Stadien als ventralwärts umgeklappte Embryonalhülle (Amnion) verwendet würde, da andererseits, wie wir unten pag. 804 ausführen werden, bei Dorypphora von Wheeler (No. 95) der Untergang des Amnions direct beobachtet wurde, so werden wir uns die Ansicht offen halten müssen, ob nicht im Allgemeinen bei den Insecten der Keimstreif allein die gesammte Embryonalanlage darstellt und auch durch dorsale Vereinigung

den definitven Rückenabschluss bewirkt, während das Amnion allerdings für den provisorischen Verschluss des Rückens in Verwendung kommen kann, aber später einer allmählichen Resorption unterliegt.

Die geschilderten Verhältnisse der Rückenschliessung unter Entwicklung eines Dorsalorgans und provisorischem Verschluss des Rückens durch das Amnion treffen wahrscheinlich für die Libelluliden zu. Sie finden sich ferner bei sämmtlichen Rhynchoten [vgl. die Angaben Graber's (No. 27)

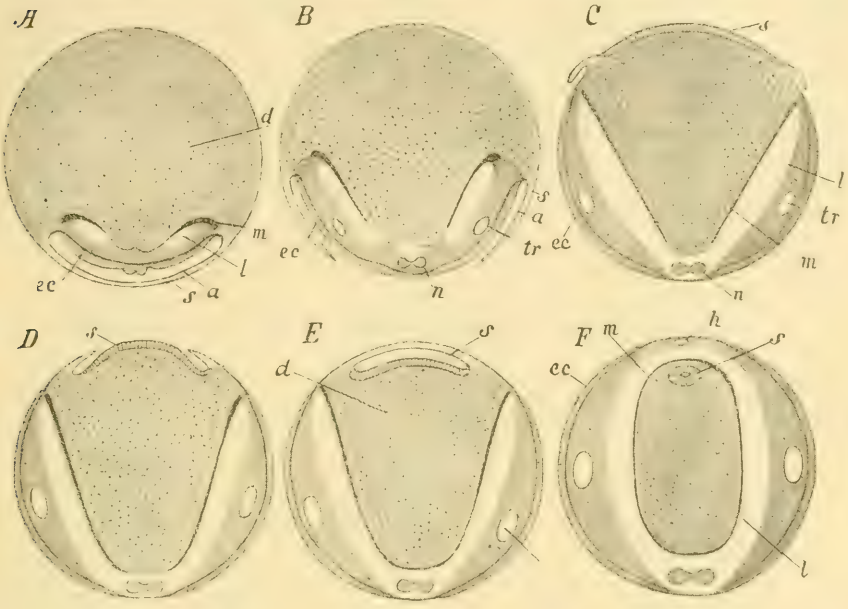


Fig. 492. Schema der Bildung des Rückenorgans bei Hydrophilus (nach Graber und Kowalevsky, aus Lang's Lehrbuch).

A Querschnitt durch ein Ei, dessen Keimstreif noch von Amnion (*a*) und Serosa (*s*) überdeckt ist. *B* Amnion und Serosa sind in der Mittellinie verwachsen und zerrissen und haben sich nach Art einer Falte seitlich zurückgezogen. *C* durch Contraction der Serosa (*s*), welche zur Rückenplatte wird, rückt die Falte mehr dorsalwärts (vgl. Fig. 491 *A*). *D* die contrahirte Serosa wird von der Falte überwachsen (vgl. Fig. 491 *B*). *E* durch Verwachsen der Falte ist das Rückenrohr zum Abschluss gekommen (vgl. Fig. 491 *C*). *F* der Mitteldarm hat sich dorsalwärts geschlossen und das Rückenrohr (*s*) in sich aufgenommen.

a Amnion, *d* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *h* Herz, *l* Leibeshöhle, *m* Mitteldarmanlage, *n* Nervensystem, *s* Serosa (in *C* und *D* = Rückenplatte, in *E* und *F* = Rückenrohr), *tr* Tracheenhauptstamm.

für Pyrrhocoris, Metschnikoff's (No. 55) und Brandt's für Corixa und Hydrometra sowie Metschnikoff's und Witlaczil's für Aphiden] und bei den meisten Orthoptera genuina (Blatta nach Wheeler, Oecanthus nach Ayers No. 1, Gryllotalpa nach Korotneff No. 47).

Dem geschilderten Umwandlungstypus gehören auch unter den Coleopteren, bei denen das Hinterende des Keimstreifs durch Invagination angelegt wird, einige Formen zu (z. B. Hydrophilus nach Kowalevsky No. 48, Heider No. 37, Graber No. 27 und Melolontha nach Graber No. 27). Hier ergiebt sich nur insofern ein Unterschied, als der Riss der Embryo-

nalhüllen erst nach abgeschlossener Umrollungsbewegung (vgl. oben pag. 786) zu einer Zeit erfolgt, in welcher der Keimstreif bereits vollständig ventralwärts gelagert und superficiell ist. Die mit einander verwachsenen Embryonalhüllen reissen in der Medianlinie ein und ziehen sich an die Seiten des Keimstreifs zurück, wo sie eine ganz ähnliche Falte darstellen, wie zu Beginn ihrer Entwicklung (Fig. 492 *B*). Indem diese Falten sich über die verdickte Rückenplatte (*s*) dorsalwärts umschlagen (Fig. 492 *D*) und in der dorsalen Mittellinie mit einander verwachsen, wird aus der Serosa ein vollständiges Rohr (Rückenrohr Fig. 492 *E*) gebildet, während das Amnion den provisorischen Rückenabschluss übernimmt. (Ganz ähnlich sind die Verhältnisse der Entwicklung des Rückenrohrs bei den Orthopteren). Bei dem später sich ausbildenden, dorsalen Verschluss des Mitteldarms gelangt das Rückenrohr sammt dem ganzen Nahrungsdotter in das Innere desselben (Fig. 492 *F*). Bei Hydrophilus sind die Rückenplatte und das Rückenrohr durch ihre ansehnliche Länge ausgezeichnet (vgl. Fig. 491). Sie erstrecken sich über die gesammte Dorsalfläche des Eies. Der durch das Verwachsen der dorsalwärts übergeschlagenen Amnionfalte bewerkstelligte Abschluss des Rückenrohres vollzieht sich hier von hinten nach vorne, so dass vorne längere Zeit ein Porus als Oeffnung des Rückenrohres zu bemerken ist (Fig. 491 *C*).

B. Involution unter ausschliesslicher dorsaler Zurückziehung des Amnions.

Dieser Typus wurde bei einigen Coleopteren (Chrysomelinen) beobachtet (Fig. 493). Die Serosa (*s*) bleibt hier von dem ganzen In-

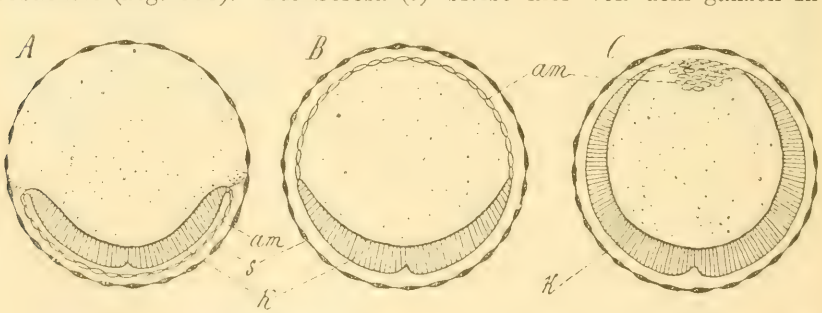


Fig. 493. Schema der Rückenbildung bei Doryphora (an Querschnitten, nach Wheeler)

am Amnion (in *B* als provisorischer Rückenabschluss verwendet, in *C* in Auflösung begriffen), *k* Keimstreif, *s* Serosa.

volutionsprocess vollständig unberührt und bis in späte Entwicklungsstadien an der Innenseite des Chorions dicht anliegend erhalten. Der provisorische Verschluss des Rückens wird durch das nach erfolgtem Einreissen die Oberfläche des Nahrungsdotters dorsalwärts überwachsende (Fig. 493 *B*) Amnion (*am*) bewerkstelligt. Wenn in späteren Entwicklungsstadien der Keimstreif sich immer mehr und mehr über die Rückenseite des Eies ausbreitet, so geht das Amnion einen Rückbildungsprocess (Fig. 493 *C*) ein, indem seine Zellen sich dorsalwärts anhäufen (diese Anhäufung hat Wheeler bei Doryphora als amniotisches Dorsalorgan bezeichnet), sich desaggregiren und im Nahrungsdotter zerstreuen, wo sie schliesslich zu Grunde gehen (vgl. Wheeler No. 95). Diesem Typus gehören Doryphora (nach Wheeler), Lina (nach Graber) und vielleicht auch Donacia (vgl. Melnikoff No. 53) an.

C. Involution unter ausschliesslicher dorsaler Zurückziehung der Serosa und Amputation des Amnions.

Dieser Typus schliesst sich an den ersten ziemlich nahe an. Er wurde von Graber für Chironomus (Fig. 494) und die Phryganiden beobachtet. Hier reisst blos die Serosa (*s*) ventralwärts ein und zieht sich in die Gegend des Rückennabels (Fig. 494 *B*) zurück, wo sie unter Bildung eines ganz ähnlichen Dorsalorgans, wie es bei den Orthopteren und Rhynchoten sich findet, rückgebildet und in das Innere des Dotters versenkt wird (Fig. 494 *C*). Das Amnion bleibt zunächst unverändert. Die Schliessung des Rückens erfolgt in der Weise, dass der dorsale Nabelgang (vgl. oben pag. 784) sich immer mehr verengt und schliesslich durchschnürt (Fig. 494 *C*). Das Amnion wird also durch Amputation vom Embryo abgestossen und umhüllt denselben als allseitig geschlossener Sack bis zum Ausschlüpfen.

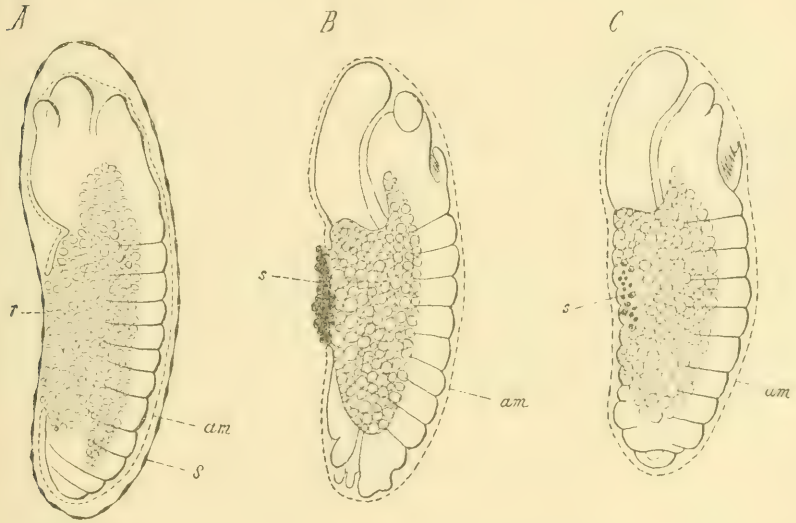


Fig. 494. Involution der Embryonalhäute bei Chironomus (Schema nach Graber).

am Amnion, *r* Rückennabel, *s* Serosa, welche sich in *B* nach der Gegend des Rückennabels zurückgezogen hat und in *C* in das Innere des Embryos aufgenommen ist.

D. Involution unter Amputation beider Embryonalhüllen.

Dieser Typus lässt sich von dem vorhergehenden ableiten, wenn wir uns denken, dass die Serosa nicht einreisst und sich überhaupt nicht wesentlich verändert. Es werden dann durch die Durchschnürung des dorsalen Nabelgangs, welche den Rückenabschluss vervollständigt, beide Embryonalhüllen vollständig vom Embryo abgetrennt (pag. 785, Fig. 485 *B*). Sie umhüllen — wie wir dies oben für Hylotoma erwähnten — als zwei vollständig geschlossene, ineinander liegende Säcke den Embryo bis zu seinem Ausschlüpfen. Dieser Typus kommt den Hymenopteren

und Lepidopteren zu. Bei den Lepidopteren (vgl. pag. 784, Fig. 484 *C*), deren Keimstreif immers ist, bleiben zwischen Amnion und Serosa Nahrungsdotterreste liegen, und diese Reste dienen sammt der meist aus mächtigen Zellen bestehenden Serosa dem jungen ausschlüpfenden Räupchen als erste Nahrung (Ganin No. 23).

E. Allgemeines.

Wir werden den ersten der geschilderten Entwicklungstypen, bei welchem nach erfolgter Umrollung und Ausbildung eines continuirlichen dorsalen Amnion-Serosa-Sackes Zustände herbeigeführt werden, wie wir sie bei den übrigen Arthropoden überhaupt vorfinden, worauf eine allmähliche Rückbildung der Serosa unter Einstülpung derselben erfolgt. als den ursprünglichsten betrachten dürfen. Damit steht in Uebereinstimmung, dass dieser Typus bei jenen Insectenordnungen verbreitet ist, welche wir im Allgemeinen als die ursprünglicheren ansprechen. Dagegen werden wir den vierten Entwicklungstypus, bei welchem beide Embryonalhüllen unter Continuitätstrennung (Amputation) von dem Embryo abgestossen werden, als den abgeleitetsten betrachten. Der dritte Typus steht zwischen beiden in der Mitte. Hinsichtlich der Art der Rückbildung der Serosa nähert er sich dem ersten, durch die Amputation des Amnions aber dem vierten Typus. Der zweite Typus scheint eine im Bereich der Coleopteren selbstständig erworbene Form der Rückenschliessung darzustellen.

Bei dem ersten Entwicklungstypus wird die Ausbildung des Amnion-Serosa-Sackes durch ein Einreissen beider, mit einander verschmolzenen Embryonalhüllen eingeleitet. Dieses Einreissen in der ventralen Mittellinie findet bei den Libelluliden blos im Bereiche des Kopfabschnittes statt. Bei dem zweiten Entwicklungstypus wird blos das Amnion, bei dem dritten blos die Serosa von diesem Einreissen betroffen, während bei dem vierten Entwicklungstypus beide Embryonalhüllen bis zum Ausschlüpfen der Larve unzerrissen bleiben.

6. Keimblätterbildung.

Die älteren Angaben über den Schichtenbau des Insectenkeimstreifs waren durchaus ungenügend. Erst Bütschli (No. 11) fand, dass bei der Biene durch eine Art Faltenbildung eine untere Schichte des Keimstreifs hervorgehe. Bald darauf legten Kowalevsky's (No. 48) an der Hand der Querschnittmethode durchgeführten Untersuchungen die Grundlage zu genauerer Erkenntniss. Kowalevsky fand, dass bei Hydrophilus eine nach der ganzen Länge der Keimstreifanlage verlaufende Rinne (pag. 770, Fig. 476 *A*, *B*, *r*) angelegt werde, welche, indem sie sich einsenkt, das untere Blatt des Keimstreifs, d. i. die gemeinsame Anlage von Entoderm und Mesoderm liefert (pag. 817, Fig. 500 *A—C*). Aehnliche Verhältnisse fand Kowalevsky bei Apis, bei den Lepidopteren und bei einigen anderen Formen. Wir müssen die erwähnte Rinne als eine ungemein langgestreckte, die ganze Ventralseite der Embryonalanlage von der Stelle der späteren Vorderdarmeinsenkung bis zur Stelle, an welcher sich später der Enddarm bildet, einnehmende Gastrulaeinsenkung in Anspruch nehmen, und die Ränder der Rinne als einen äusserst in die Länge gezogenen Blastoporus betrachten. Das bei Hydrophilus

durch Schliessung der Rinne entstehende Rohr werden wir als Urdarm in Anspruch nehmen dürfen.

Die erste Anlage für die Gastrularinne liefern bei den Insecten zwei in der verdickten Bauchplatte zu beiden Seiten der Medianlinie längsverlaufende Falten (pag. 812, Fig. 498 *f*), durch deren Erhebung ein mittlerer Abschnitt der Bauchplatte, die sogenannte Mittelplatte (*m*), von den seitlich gelegenen Seitenplatten (*s*) getrennt wird. Indem die Mittelplatte sich einkrümmt und durch die Falten, deren Erhebung die Ränder des Blastoporus kennzeichnete, überwachsen wird, entsteht das Gastrularohr (pag. 817, Fig. 500 *A*, *r*), durch dessen Ausbildung aus der Mittelplatte das untere Blatt des Keimstreifs gebildet wird. Aus den Seitenplatten geht dann das Ectoderm des Keimstreifs hervor. Die Verwachsung der Ränder des Blastoporus, durch welche der Verschluss des Urdarmrohres bewerkstelligt wird, erfolgt am spätesten im Bereiche des vordersten Abschnittes der Rinne (vgl. pag. 770, Fig. 476 *B* und *C*), entsprechend jener Stelle des Keimstreifs, an welcher später die Vorderdarmeinstülpung zur Entwicklung kommt.

Bei Hydrophilus sind die Verhältnisse der Entwicklung der Gastrularinne insofern einigermassen von dem allgemein gültigen Schema abweichend, als hier der mittlere Theil der Rinne in seiner Ausbildung verzögert erscheint, während der vordere und hintere Abschnitt früher zum Verschlusse kommt. Es ergiebt sich hieraus für den Umriss des Blastoporus in einem gewissen Stadium eine flaschenförmige Gestalt (pag. 770, Fig. 476 *A*), indem die Ausbauchung der Flasche dem in der Entwicklung verzögerten Theile des Keimstreifs entspricht.

Während der Einstülpung der Mittelplatte und der Umwandlung derselben in das Urdarmrohr ergiebt sich eine Veränderung des histologischen Charakters (pag. 817. Fig. 500 *A* und *B*). Während sie ursprünglich aus einem hohen Cylinderepithel bestand, welches im weiteren Verlaufe mehrschichtig wird, indem die einzelnen Zellen sich keilförmig übereinander schieben, werden die Zellen in späteren Stadien immer mehr und mehr kubisch oder unregelmässig polygonal (Fig. 500 *B*) und zeigen auch weniger regelmässige Anordnung. Gleichzeitig wird das Urdarmrohr nach der dorsoventralen Richtung comprimirt. Während es auf diese Weise sich nach der lateralen Richtung unter die Seitenplatten (Ectoderm) verbreitert, geht sein ursprünglich kreisrundes Lumen in die Gestalt einer horizontalen Spalte über, welche bei Hydrophilus noch lange als Grenze zwischen zwei Schichten des unteren Blattes kenntlich bleibt (Heider Nr. 38).

Eine derartige Gastrularinne wurde von fast sämmtlichen neueren Autoren, welche auf dem Gebiete der Insectenentwicklung gearbeitet haben, für die verschiedensten Formen bestätigt. Sie muss daher als ein ganz allgemeines Vorkommen betrachtet werden. Es verdient sonach wenig Berücksichtigung, dass Korotneff (No. 47) diese Rinne bei Gryllotalpa vermisste. Ebenso war der negative Befund Witlaczil's (No. 98) an Aphiden mit Rücksicht auf den schon früher erfolgten Nachweis dieser Rinne bei Pyrrhocoris durch Graber (No. 24) wenig glaubwürdig. Neuerdings wurde die Gastrularinne der Aphiden durch Will (No. 97) beobachtet.

Im Einzelnen ergeben sich allerdings für den Gastrulationsprocess der Insecten zahlreiche Variationen. Nicht immer verläuft derselbe unter Aus-

bildung eines so deutlich entwickelten Rohres, wie dies bei Hydrophilus der Fall ist. Der Einstülpungsprocess erscheint in einzelnen Fällen mehr verwischt und verschiedenartig modificirt, so dass wir für denselben drei verschiedene Typen feststellen können:

1) **Durch eigentliche Einstülpung und Bildung eines Rohres** (Fig. 500 *A*, pag. 817). Eine in der Mediane der Bauchplatte gelegene Platte (die Mittelplatte) wird durch seitliche Falten begrenzt und in die Tiefe versenkt, indem sie sich zu einem Rohre einkrümmt (Hydrophilus, Musca, Pyrrhocoris etc). Erst nach Ausbildung dieses Rohres verlieren die Zellen den epithelialen Zusammenhang und lockern sich etwas, während sie unregelmässig polygonale Gestalt annehmen.

2) **Durch seitliche Ueberschiebung** (Fig. 495). Die Mittelplatte sondert sich vom Ectoderm des Keimstreifs nicht durch Faltenbildung, sondern an der Stelle dieser lateralen Falten wird der Zusammenhang zwischen Ectoderm und Mittelplatte gelöst und die freien Ectodermränder schieben sich über die in die Tiefe versenkte Mittelplatte nach der Medianlinie, wo sie verschmelzen. Auch hier wird der epitheliale Zusammenhang der Mittelplatte erst später gelockert. Dieser Typus scheint bei verschiedenen Hymenopteren und Lepidopteren vorzukommen. Er wurde von Kowalevsky und Grassi (No. 32) bei Apis und von Kowalevsky (No. 48), dessen Angaben Bobretzky (No. 6) bestätigte, bei Lepidopteren beobachtet.

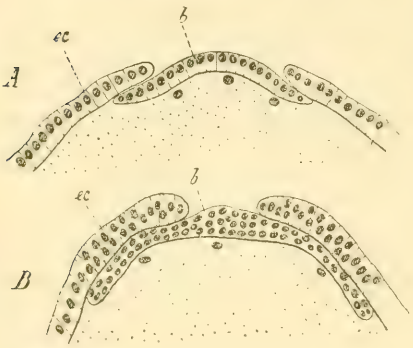


Fig. 495. Zwei aufeinander folgende Stadien der Gastrulation von Apis. (Querschnitte durch den Keimstreif nach Grassi). *b* unteres Blatt, *ec* Ectoderm.

3) **Durch Zelleinwucherung von einer medianen Rinne.** Es wird hier im Bereich der medianen Rinne der Zusammenhang der Zellen schon bei der Ausbildung dieser Keimfurche gelockert, und die einzelnen Elemente des unteren Blattes rücken mehr durch eine Art Wanderung unter das Ectoderm und unter die lateralen Parthien des Keimstreifs. Dieser Typus scheint nach Will (No. 97) bei den Aphiden, nach Patten bei den Phryganiden (No. 65) vorzukommen.

Bei dem zweiten und dritten Bildungstypus kommt es natürlich nicht zur Ausbildung eines Rohres mit deutlichem Lumen. Die Zellmasse des unteren Blattes ist hier von ihrer Entstehung an eine solide und breitet sich allmählich unter den Seitenplatten aus. Uebrigens sind die genannten Typen der Entwicklung durch Uebergänge unter einander verbunden. So scheint es nach den neuen Mittheilungen von Graber (No. 30), wie wenn bei den Lepidopteren gelegentlich ein zwischen dem zweiten und dritten vermittelnder Typus zur Beobachtung käme.

Es wurde von Wheeler für Doryphora und von Graber für Lina beobachtet, dass das hinterste Ende der Gastrularinne in gewissen Stadien eine Art gabeliger Theilung aufweist (pag. 789, Fig. 487), ein Verhalten, für welches wir allerdings noch keine Erklärung beizubringen im Stande sind.

Die aus der Gastrulaeinstülpung hervorgegangene Zellschicht (unteres Blatt) stellt die gemeinsame Anlage von Entoderm und Mesoderm dar. Es ist erst in neuerer Zeit bekannt geworden, in welcher Weise diese

beiden Keimblätter bei den Insecten sich von einander trennen. Wir müssen uns nach dieser Richtung vorzugsweise auf die Angaben Kowalevsky's für Musca (Nr. 49), Heider's für Hydrophilus (Nr. 38) und Wheeler's für Doryphora (Nr. 95) stützen. Kowalevsky machte für Musca zuerst bekannt, dass der grösste Theil des unteren Blattes ausschliesslich Mesoderm liefert, und dass nur entsprechend dem vordersten und hintersten Ende des Keimstreifs je eine Zellmasse zur Bildung des Entoderms aufgebraucht werde. Wir müssen demnach bei den Insecten von einer vorderen und hinteren Entodermanlage sprechen. In dem Maasse, als die als Ectodermeinstülpungen sich entwickelnden Einsenkungen des Vorderdarms und Enddarms zur Ausbildung kommen, drängen sie die Zellmassen der beiden Entodermanlagen vor sich in die Tiefe und vollziehen hierdurch die Loslösung derselben von dem Mesoderm. Die beiden Entodermanlagen stellen nun Zellanhäufungen dar, welche den blinden Enden der Vorder- und Enddarmeinstülpung dicht angelagert sind. Sie breiten sich bald zu zwei uhrglasförmigen Anlagen aus, welche mit ihrer Concavität gegen einander gerichtet sind, mit ihrer convexen Seite aber gegen den betreffenden Eipol sehen. Bald jedoch ändern sie ihre Form, indem aus ihnen zwei laterale Streifen hervorwachsen, so dass die beiden Entodermanlagen nunmehr die Gestalt eines *U* annehmen (vgl. Fig. 496 *en*). Die Schenkel der vorderen und hinteren *U*-förmigen Anlage sind gegen einander gerichtet und wachsen gegen einander, bis sie sich erreichen und mit einander verschmelzen. Dann besteht also die aus der Verwachsung der beiden *U*-förmigen Anlagen entstandene Entodermanlage aus zwei nach der Länge des Keimstreifs sich hinziehenden, meist unter den Ursegmenten gelegenen Streifen, welche vorne und hinten in einander übergehen und an dieser Stelle mit den Einstülpungen des Vorderdarms und Enddarms innig verwachsen sind. Indem nun diese lateralen Entodermstreifen sich allmählich verbreitern, beginnen sie den Nahrungsdotter, an dessen Oberfläche sie liegen, allmählich zu umwachsen. Diese Umwachsung macht meist zunächst an der Ventralseite grössere Fortschritte, so dass die beiden Entodermstreifen zuerst in der ventralen Mittellinie und erst später in der dorsalen sich mit einander vereinigen. Der Nahrungsdotter kommt auf diese Weise vollständig in das Innere der Mitteldarmanlage (vgl. unten pag. 831 ff.).

Bei Musca wird — was übrigens auch bei einigen anderen Formen beobachtet worden ist — nicht der gesammte Nahrungsdotter in das Innere des Mitteldarms aufgenommen, sondern es bleibt ein kleiner vorderster und hinterster Antheil in der Leibeshöhle, um daselbst resorbirt zu werden.

Kowalevsky hat bereits darauf hingewiesen, dass es die medianen Parthien des unteren Blattes sind, welche am vordersten und hintersten Ende des Keimstreifs durch das Vordringen der Vorder- und Enddarmeinstülpung als Entodermanlagen losgetrennt werden. Die lateralen Parthien gehen auch hier in Mesoderm über. Kowalevsky hat deshalb die Keimblätterbildung bei den Insecten mit der von Sagitta in Vergleich gesetzt. Diese Auffassung hat durch die neueren Untersuchungen an Coleopteren (Heider Nr. 38, Wheeler Nr. 95) durchaus an Stütze gewonnen. Hier kann man noch vor dem Auftreten der Vorder- und Enddarmeinstülpung die Entodermanlage als eine mediane Wucherung vom Grunde der eingestülpten Gastrularinne ausgehen sehen (Fig. 497),

während die lateralen Mesodermparthien in Form seitlicher Säcke angeordnet erscheinen (Fig. 496 *B* und *D*). Es wird hierdurch die Sonderung der Keimblätter für die Insecten dem Typus der Abfaltung, wie er bei Sagitta (vgl. oben pag. 244) zu beobachten ist, nahe geführt. Die Haupteigenthümlichkeit ergiebt sich für die Insecten aus der beträchtlichen Längsstreckung der Gastrulaeinstülpung. Wir können für die sich

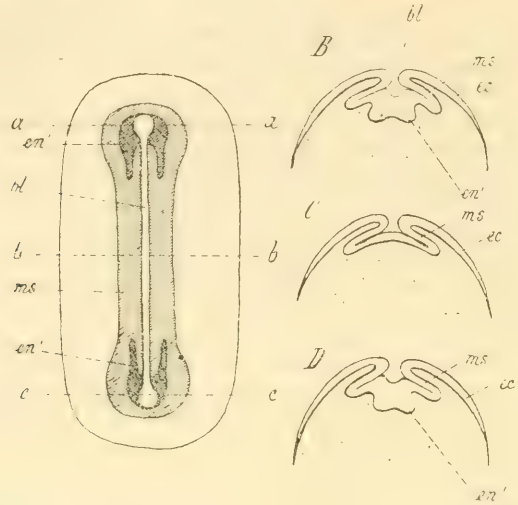


Fig. 496. Schematische Darstellung der Keimblätterbildung bei Doryphora (nach Wheeler).

A Oberflächenansicht, *B* Querschnitt durch das vordere Ende des Keimstreifs auf der Höhe der Linie *aa*, *C* Querschnitt durch die Mitte des Keimstreifs, entsprechend der Linie *bb*, *D* Querschnitt durch das hintere Ende des Keimstreifs entsprechend der Linie *cc*.

bl Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en'* vordere U-förmige Entodermanlage, *en''* hintere U-förmige Entodermanlage, *ms* Mesoderm.

einstülpende Mittelplatte, wie dies schon Rabl (Theorie des Mesoderms, Morph. Jahrb. 1889) gethan hat, einen medianen unpaaren Entodermstreifen und paarige Mesodermstreifen annehmen. Der Entodermstreif ist aber durch

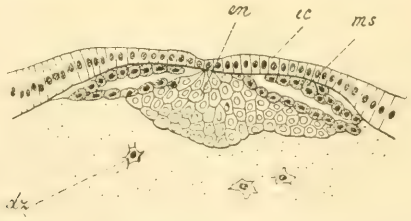


Fig. 497. Schematische Darstellung der Sonderung der Keimblätter im vordersten Abschnitte des Keimstreifs von Hydrophilus (Querschnitt nach Heider).

dz Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm.

die Längsstreckung der Gastrularinne in eine vordere und hintere Parthie (Fig. 496 *en' en''*) zerdehnt, so dass im Bereich des grössten Theils des Keimstreifs die beiden lateralen Mesodermstreifen sich einfach in der Medianlinie berühren (Fig. 496 *C*).

Eine wichtige Stütze für die genannten Anschauungen würde sich aus der Mittheilung Bütschli's (No. 12) ergeben, wonach bei der Keimblätterbildung am hinteren Keimstreifende von Musca der Urdarm thatsächlich in einem gewissen Stadium durch Faltenbildung in drei mit einander zusammenhängende Divertikel zertheilt werden soll, von denen ein unpaares medianes — ganz wie bei Sagitta — als Entodermanlage, die paarigen, lateralen dagegen als Mesodermanlage aufzufassen seien. Da sich jedoch aus den neueren Arbeiten über Muscaentwicklung keine Bestätigung dieser Verhältnisse ergeben hat, und dieselben, wie wir sehen werden, vielleicht eine Deutung in anderem Sinne zulassen, so muss dieser Punkt vorläufig noch unentschieden bleiben.

Die von Kowalevsky (No. 49) für die Keimblätterbildung von Musca gemachten Angaben haben durch die späteren Untersuchungen von Voeltzkow (No. 85) und Graber (No. 28) an demselben Objecte eine theilweise, aber keine vollständige Bestätigung erfahren. Nach Voeltzkow sollen die Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung von dem Boden der Gastrularinne aus nach Innen wachsen, daher dieselben nicht dem Ectoderm, sondern dem unteren Blatte angehören würden. Die vordere und hintere Entodermanlage soll durch Zellwucherung von dem blinden Ende dieser beiden Einstülpungen aus entstehen. Graber hat (No. 28) allerdings für die vordere Entodermanlage die Beobachtungen Kowalevsky's bestätigt und nimmt auch für das Stomodaeum den ectodermalen Ursprung an. Für das Proctodaeum dagegen und die hintere Entodermanlage schliesst sich Graber völlig den Ansichten Voeltzkow's an, mit dem einzigen Unterschiede, dass er für die Wucherung der hinteren Entodermanlage nicht blos das blinde Ende, sondern einen längeren Streifen der Ventralseite des Proctodaeums in Anspruch nimmt. Es ist hier zunächst gegen Voeltzkow und Graber einzuwenden, dass, wenn sich wirklich bei den Musciden ein hinterer Darmabschnitt durch Einstülpung vom unteren Blatte aus anlegte, wir denselben nicht als Proctodaeum bezeichnen dürften, da er dann dem gleichnamigen Abschnitte der übrigen Insecten, wo derselbe vom Ectoderm aus gebildet wird, nicht homolog betrachtet werden dürfte. Es scheint uns aber, dass die allerdings schwierig zu verstehenden Bilder, welche das hintere Keimstreifende der Musciden an Schnitten darbietet, unter Annahme einer anderen Deutung, welcher sich auch Graber (No. 27) früher zuneigte, sich in befriedigender Weise erklären lassen. Wir dürfen vielleicht annehmen, dass bei den Musciden, geradeso wie bei Chironomus, das hintere Keimstreifende sich nicht nur in den Dotter einsenkt, sondern auch hakenförmig einkrümmt, so dass der Keimstreif an den Querschnitten durch diese Region dreimal getroffen erscheint. Dabei stehen das hinterste in den Dotter versenkte Keimstreifende und der vorletzte am Rücken des Eies gelegene Theil des Keimstreifs durch die noch offene Gastrularinne derart in Communication, dass auf einer Reihe von Querschnitten die Lumina des beiden Theilen zukommenden Gastrularohres untereinander zusammenfliessen, wodurch sich die eigenthümliche daselbst entstehende, hantelförmige Figur erklärt. Es würde unter dieser Annahme jene Einstülpung, welche Voeltzkow und Graber (No. 28) irrthümlich für das Proctodaeum gehalten haben, richtiger als sog. Keimhügel (vgl. oben pag. 776) zu bezeichnen sein, und das Lumen dieser Einstülpung müsste dann als Amnionhöhle, ihre Oeffnung an der Dorsalseite nicht als After, sondern als Mündung der Amnionhöhle gedeutet werden. Das Proctodaeum scheint sich erst später als Einstülpung von dieser Höhle aus anzulegen. Diese Auffassung wird durch die Beobachtungen Ritter's (No. 71) über die Entwicklung des Proctodaeums bei Chironomus durchaus gestützt.

Hier sei noch die Ansicht Graber's von dem Vorhandensein einer lateralen Gastrulation bei den Musciden erwähnt. Graber findet an dem Keimstreif der Musciden neben der medianen oder Hauptgastrularinne seitliche, besonders im vordersten und hintersten Theile des Keimstreifs markirte Einfaltungen, welche Elemente an das untere Blatt abgeben sollen. Diese paarigen Einfaltungen, welche schon von Bütschli (No. 12) und Voeltzkow (No. 85) gekannt waren, und welche die Seitenränder des Keimstreifes kennzeichnen, sollen nach Graber supplementäre Gastrularinnen sein, welche die Aufgabe haben, die Gastrularinne in ihrer plastischen Thätigkeit bei der Bildung des unteren Blattes zu unterstützen. Graber hat jedoch den Beweis, dass von diesen lateralen Einfaltungen Elemente an das untere Blatt abgegeben werden, nicht erbracht. Da es schon Voeltzkow bekannt war, dass in den in Frage kommenden Stadien der an der Keimstreifbildung unbetheiligte Abschnitt des Blastoderms eine grosse Neigung zur Faltenbildung aufweist, so dürften wohl auch die hier in Rede stehenden Einfaltungen unter diesen Gesichtspunkt fallen und für die weitere Entwicklung des Embryos belanglos sein.

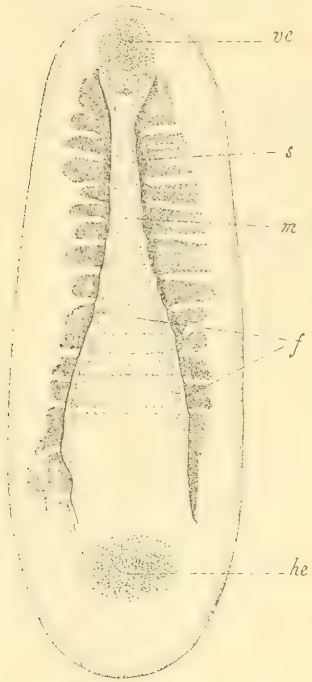


Fig. 498. Gastrulastadium von Chalicodoma (sog. Flaschenform, nach Carrière).

f Falten, welche die Mittelplatte seitlich begrenzen (Rand des Blastoporus), *m* die theilweise segmentirte Mittelplatte (hier = Mesodermanlage), *s* die segmentirten Seitenplatten (späteres Ectoderm des Keimstreifs), *ve* vordere Entodermanlage, *he* hintere Entodermanlage.

Etwas von dem allgemeinen Typus der Keimblätterbildung abweichende Verhältnisse scheinen bei den Hymenopteren vorzukommen. Kowalevsky und Grassi (No. 32)[1]) stimmen allerdings darin überein, dass auch hier das Entoderm ursprünglich einen Theil des unteren Blattes ausmacht. Aber die Sonderung des Entoderms von dem Mesoderm geht bei Apis in der Weise vor sich, dass die beiden Enden des unteren Blattes sich auf die Dorsalseite des Eies hinüberschlagen und dass die so auf den Rücken des Embryos gelangten vorderen und hinteren Entodermanlagen auf der Dorsalseite gegen einander wachsen. Wenn die beiden auch hier hufeisenförmigen Anlagen einander erreicht haben, und verschmolzen sind, so beginnt die Umwachsung des Nahrungsdotters, welche demnach hier von der Rücken-

[1]) Die Untersuchungen Grassi's bedeuten einen Wendepunkt in der Auffassung der Keimblätterbildung bei den Insecten. Es muss als ein besonderes Verdienst Grassi's hervorgehoben werden, dass er der Erste war, welcher gegen die damals allgemein herrschende Ansicht, dass die Dotterzellen das eigentliche Entoderm der Insecten repräsentiren, auftrat, und den Nachweis erbrachte, dass das Entoderm ein Theil des unteren Blattes sei. Ebenso wurde von ihm das Vorhandensein einer vorderen und hinteren Entodermanlage richtig erkannt. Später erst schlossen sich ihm Kowalevsky No. 49 und Heider No. 37 an. Allerdings muss darauf hingewiesen werden, dass Kowalevsky schon in seinen ersten Mittheilungen (No. 48) Ansichten aussprach, welche den thatsächlichen Verhältnissen sehr nahe kommen.

seite ausgeht und an der Ventralseite zuletzt zum Abschlusse kommt. Es geht hieraus hervor, dass die Entodermzellschicht bei Apis anfangs nicht unter dem Keimstreife liegt, sondern an der Dorsalseite des Eies unter jenem Plattenepithel, welches, von der Amnionfalte aus entstanden, den provisorischen Verschluss des Rückens übernimmt (vgl. oben pag. 785).

Ziemlich ähnlich scheinen sich die Verhältnisse der Entodermanlagen bei Chalicodoma (nach Carrière No. 13) zu ergeben. Auch hier liegen die Entodermstreifen nicht unter dem Keimstreif, sondern überschreiten denselben nach der Dorsalseite des Eies zu. Für die erste Sonderung der Keimblätter ist Carrière zu Anschauungen gekommen, welche den oben geschilderten zwar nahestehen, aber doch für Chalicodoma (Fig. 498) einen eigenartigen Typus erkennen lassen. Die Mittelplatte (*m*), welche sich zur Gastrularinne einstülpt, und welche, ebenso wie die Seitenplatten schon frühzeitig die Segmentirung erkennen lässt, soll hier ausschliesslich das Mesoderm liefern, während die vordere und hintere Entodermanlage (*ve*, *he*) in einer an die Mittelplatte sich allerdings direct anschliessenden Wucherungszone gegeben ist, im Bereich deren die Sonderung der Entodermzellmasse durch eine Art Abspaltung oder Delamination von der oberflächlichen in der Continuität des Ectoderms verbleibenden Zellschicht vor sich geht.

Wir müssen hier noch die Dotterzellen und die secundäre Dotterfurchung erwähnen. Die Dotterzellen sind im Nahrungsdotter zerstreute Elemente, welche zum Theil bei der Blastodermbildung im Dotter zurückbleiben (pag. 766, Fig. 473 *C* und *D*, *z*), zum Theil aber durch eine nachträgliche Einwanderung aus dem Blastoderm und dessen Derivaten in den Dotter gelangen. Vor Allem hat Graber auf eine Einwanderung von Zellen aus dem unteren Blatte in den Dotter hingewiesen, und seine Beobachtungen sind von anderen Autoren bestätigt worden. Allerdings sollen in einzelnen Fällen (z. B. bei Melolontha) diese nachträglich eingewanderten Zellen sich von den ursprünglich im Dotter befindlichen ihrem histologischen Charakter nach deutlich unterscheiden.

Die Dotterzellen zerstreuen sich in regelmässiger Weise im Nahrungsdotter. Ihre Hauptbedeutung für den Embryo liegt darin, dass sie die Nahrungsdotterpartikelchen an sich ziehen und auf dem Wege der Verdauung verflüssigen. Es kommt hierbei in der Regel zu einer nach vollendeter Ausbildung des Keimstreifs eintretenden Abgrenzung der den einzelnen Dotterzellen zukommenden Territorien, und diesen Vorgang hat man als die secundäre Dotterfurchung (pag. 817, Fig. 500 *C*—*F*; pag. 773, Fig. 477) bezeichnet. In einzelnen Fällen (Apis, Musca) scheint dieselbe jedoch zu unterbleiben. Die Dotterzellen sind noch nach vollendeter Ausbildung des Mitteldarms in dem das Innere desselben erfüllenden Nahrungsdotterreste zu erkennen und gehen dann einem allmählichen Zerfalle entgegen.

Man hat lange Zeit, besonders im Anschlusse an Dohrn, Balfour und Hertwig in den Dotterzellen das eigentliche Entoderm der Insecten erblickt, indem man der Ansicht war, dass dieselben sich schliesslich an der Oberfläche des Nahrungsdotters zur Bildung des Mitteldarmepithels anordnen. Gegenüber den neueren Untersuchungen, welche unserer obigen Darstellung der Keimblätterbildung zu Grunde liegen, musste diese Ansicht aufgegeben werden. Es scheint, dass die Dotterzellen überhaupt an dem Aufbau des Embryos keinen Antheil nehmen. Es wurde allerdings von verschiedenen Seiten behauptet, dass aus ihnen schliesslich Blutkörperchen oder Theile des

Fettkörpers hervorgehen. Nach dieser Hinsicht sind die Angaben Dohrn's (No. 21), Tichomiroff's (No. 79) und besonders die von Will (No. 97) zu erwähnen. Ihnen stehen jedoch eine Anzahl neuerer Autoren gegenüber, denen zufolge die Dotterzellen, nachdem sie ihrer Aufgabe als Vitellophagen gerecht geworden sind, einem einfachen Zerfalle unterliegen. Letzteres will uns, da sich für den Fettkörper und die Blutkörperchen ein andersartiger Ursprung nachweisen lässt (vgl. unten pag. 835 ff.), als das Wahrscheinlichste erscheinen.

Wir werden die Dotterzellen wahrscheinlich mit Rücksicht auf das oben für die Crustaceen Gesagte (vgl. pag. 345) als einen abortiven Theil des Entoderms betrachten dürfen.

7. Weitere Entwicklung des Mesoderms. Ausbildung der Leibeshöhle.

Wir haben (pag. 771 und 806 ff.) gesehen, dass durch eine nach der ganzen Länge des Keimstreifs verlaufende Einstülpung eine Schicht von Zellen producirt worden ist, welche sich bald an der Innenseite des Keimstreifs ausbreitet und so eine zweite, untere Lage desselben (unteres Blatt) bildet (Fig. 500 *C*). Von dieser unteren Schicht trennt sich im vordersten und hintersten Abschnitte des Keimstreifs das Entoderm ab, und legt sich den inzwischen entstandenen Einstülpungen des Vorderdarms und Enddarms dicht an. Den übrigen, bei Weitem umfangreichsten Theil des unteren Blattes können wir von nun an als Mesoderm bezeichnen.

Es tritt nun bald eine Anordnung desselben in zwei laterale Streifen (Mesodermstreifen) auf, indem seine Zellen sich von der Medianlinie immer mehr zurückziehen (Fig. 500 *D*). Diese Zurückziehung ist allerdings nicht immer eine complete. In den im Bereich der Medianlinie frei gewordenen Raum schiebt der Dotter häufig die sogenannte mediane Dotterfirste vor. Bald treten nun in den lateralen Parthien des Mesoderms segmentweise Höhlungen (*us*) auf (Ursegmenthöhlen), und die angrenzenden Mesodermzellen ordnen sich in Form eines Epithels um diese Höhlen und bilden die Wand der Ursegmente oder Cölomsäcke.

Die Ursegmenthöhlen entstehen im Allgemeinen durch eine Spaltenbildung im Bereiche des Mesoderms. Heider (No. 38) glaubte sich für Hydrophilus überzeugt zu haben, dass sie hier nur durch die Erweiterung einer Spalte zu Stande kommen, welche schon früher zwischen zwei Schichten des Mesoderms zu erkennen sei, und welche sich auf das in dorsalventraler Richtung comprimirte Urdarmlumen zurückführen lasse. Graber (No. 30) konnte sich aber neuerdings von der Persistenz dieser Spalte nicht überzeugen. Dagegen hat die Auffassung Heider's durch Carrière (No. 13) für Chalicodoma eine Bestätigung erfahren. Nach diesen Beobachtungen würde die zuerst von O. und R. Hertwig aufgestellte Ansicht, dass die Ursegmenthöhlen bei den Insecten paarige Urdarmdivertikel darstellen, eine Stütze gewinnen.

In anderer Weise, als bei Hydrophilus entstehen die sehr umfangreichen Ursegmente von Phyllodromia. Hier ist das Mesoderm des Keimstreifs zunächst nur in einer einfachen Zellschicht vorhanden. Diese einfache Zellschicht hebt sich bei der Ausbildung der Extremitätenanlagen mit dem Ectoderm von der Oberfläche des Nahrungsdotters ab, und hierdurch entstehen in jedem Segmente Höhlungen, welche, indem sie sich ringsum mit

Mesodermelementen umgeben, zu den geschlossenen Cölomsäcken werden (Heymons No. 43).

Für die Bildung der Ursegmente werden die im Keimstreif lateral gelegenen Theile des Mesoderms aufgebraucht (Fig. 500 *D* und *E*). Es gehen jedoch nicht sämmtliche Mesodermelemente in ihre Bildung ein. Stets wird

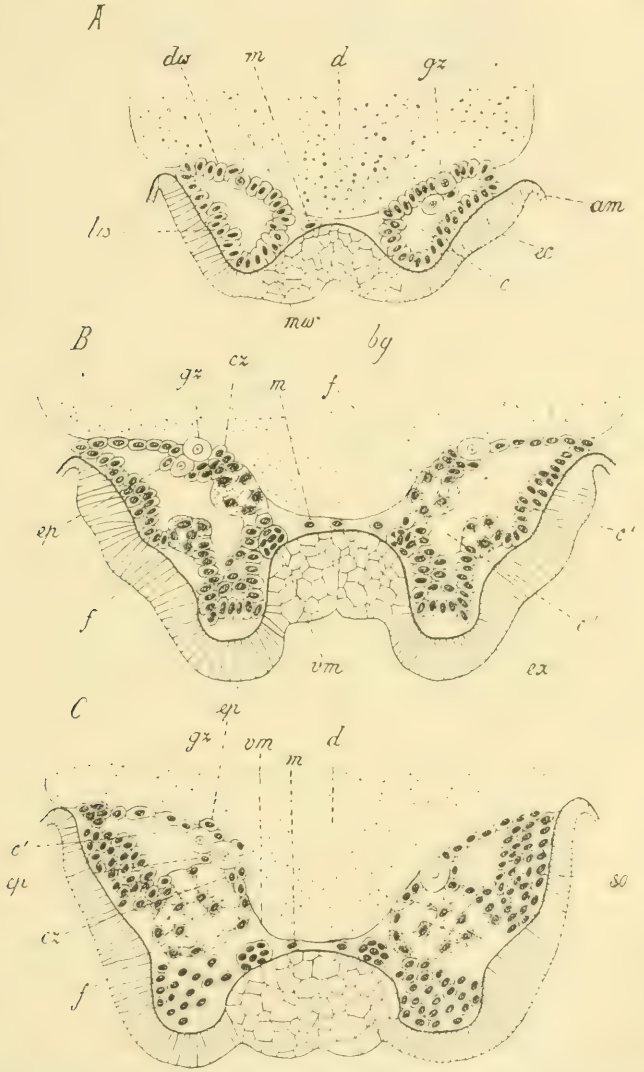


Fig. 499. Querschnitte durch den Abdominaltheil dreier aufeinander folgender Entwicklungsstadien von Phyllodromia germanica (nach Heymons).

am Amnion, *bg* Anlage der Bauchganglienkette, *c* Cölomhöhle, *c'* dorsaler und *c''* ventraler Abschnitt des Cölomsackes, *cz* Zellen der Ursegmentwand, welche sich der Genitalanlage anfügen, *d* Nahrungsdotter, *dw* Dorsalwand des Cölomsäckchens, *ec* Ectoderm, *ep* Epithelzellen, *ex* abdominale Extremitätenanlage, *f* Fettkörperanlage, *gz* Genitalzellen, *lw* Lateralwand des Cölomsäckchens, *m* Mesodermzellen, welche sich an der Bildung der Cölomsäcke nicht betheiligen, *mw* Medialwand des Cölomsäckchens, *so* somatische Mesodermschicht, *vm* ventraler Längsmuskel.

ein Theil der Mesodermzellen, welcher näher der Medianlinie gelegen ist (vgl. auch Fig. 499 *A*, *m*), bei ihrer Bildung erübrigt. Je mächtiger die Ursegmente entwickelt sind, um so verschwindender ist dieser Antheil und umgekehrt. Diese Elemente sind unregelmässig angeordnet und stellen eine Art Mesenchym dar.

Es wurde von Heider (No. 38) und neuerdings von Graber (No. 30) darauf hingewiesen, dass die durch Dissepimente gekennzeichneten Grenzen der aufeinander folgenden Ursegmente nicht immer mit den Segmentgrenzen des Keimstreifs sich völlig decken, sondern in gewissen späteren Stadien gegen letztere um ein Weniges verschoben erscheinen.

In der Regel kommt jedem echten Segmente des primären Rumpfes ein Paar von Ursegmenten zu. Ausserdem kommt auch ein Paar von Cölomsäckchen nach den Angaben von Cholodkovsky (No. 19) bei Blatta und Graber (No. 30) bei Stenobothrus und Mantis im primären Kopfabschnitte zur Ausbildung. Dieses würde den Kopfhöhlen von Peripatus entsprechen (vgl. pag. 708). In gleicher Weise scheint den Orthopteren auch ein Paar von Cölomsäcken im Endsegmente zuzukommen (Cholodkovsky). Bei Hydrophilus dagegen fehlen nach Heider die Cölomsäcke nicht nur im Kopf- und Analabschnitt, sondern ihre Ausbildung erscheint auch im Mandibularsegmente unterdrückt und im ersten Maxillarsegmente verzögert.

Die Cölomsäcke kommen in den einzelnen Insectengruppen in sehr verschiedener Mächtigkeit zur Entwicklung. Ihre bedeutendste Ausdehnung erreichen sie bei den Orthopteren (Fig. 499), wo fast das gesammte Zellmaterial des Mesoderms in ihre Bildung aufgeht, und wo sich, wie wir durch Cholodkovsky (No. 19), Graber (No. 30) und Heymons (No. 43) wissen, Verhältnisse der Cölombildung erhalten haben, welche sich direct an die für Peripatus geschilderten (vgl. oben pag. 708 ff.) anschliessen. Die sehr ausgedehnten Ursegmenthöhlen, welche bei den Orthopteren auch in die Extremitätenanlagen sich erstrecken (Fig. 499 *B*, *ex*), zerfallen in späteren Stadien durch Ausbildung einer Einschnürung in eine dorsale und eine ventrale Hälfte (Fig. 499 *B*, *c'*, *c''*). Von diesen geht die ventrale (*c''*), in die Extremität sich erstreckende Hälfte bald zu Grunde (Fig. 499 *C*), indem die Zellen ihrer Wand den epithelialen Zusammenhang aufgeben und sich nach Art eines Mesenchyms unregelmässig gruppiren. Hier entsteht dann zum Theil durch Auseinanderweichen dieser Zellen, zum Theil durch Abhebung derselben von der Oberfläche des Nahrungsdotters die definitive Leibeshöhle. Der dorsale Antheil der Ursegmenthöhlen dagegen bleibt längere Zeit erhalten, um (wie wir unten pag. 833 ff. sehen werden) bei der Ausbildung des Darmfaserblattes, des Herzens, des Pericardialseptums und der Geschlechtsorgane eine wichtige Rolle zu spielen.

Bei den höherstehenden Insectengruppen (den Coleopteren, Lepidopteren und Hymenopteren) kommen die Ursegmente nicht mehr in solcher Ausdehnung zur Anlage (Fig. 500 *D—F*, *us*). Sie stellen hier nur verhältnissmässig kleine, in den lateralen Theilen des Keimstreifs gelegene Säckchen dar, welche nur dem Dorsalabschnitt der Cölomsäcke der Orthopteren entsprechen. Der Ventraltheil ist hier vom ersten Anfange an durch ein Mesenchym ersetzt. In Folge dessen erstreckt sich bei diesen Formen auch kein Cölomdivertikel in die Extremitätenanlagen.

Bei den Musciden ist die Ausbildung von Cölomsäcken anscheinend vollständig unterdrückt (Graber No. 28). Wir erkennen hier ihr Aequivalent blos in einer in verhältnissmässig späten Stadien auftretenden und von der definitiven Leibeshöhle ausgehenden Divertikelbildung.

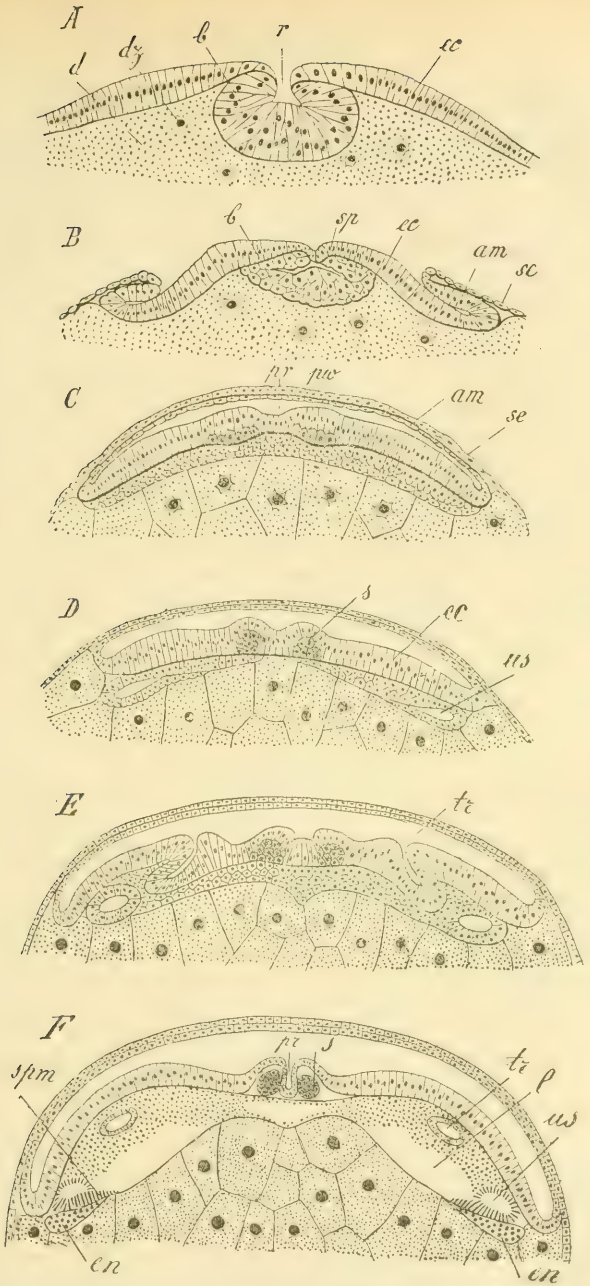


Fig. 500. Querschnitte durch den Keimstreif von Hydrophilus in sechs aufeinander folgenden Stadien (nach Heider, aus Lang's Lehrbuch).

A Gastrulastadium (vgl. pag. 770 Fig. 476 *A* entsprechend dem Punkte *a*). *B* Querschnitt durch das Stadium Fig. 476 *D* im vordersten Abschnitt des Keimstreifs, wo derselbe von den Amnionfalten noch nicht vollständig überwachsen ist. *C* Querschnitt durch ein Rumpfsegment des Stadiums Fig. 476 *E*. — *D*, *E*, *F* Querschnitte durch ältere Stadien.

am Amnion, *b* unteres Blatt, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *l* definitive Leibeshöhle, *pr* Primitivrinne (= Neuralrinne), *pw* Primitivwülste der Bauchganglienkette, *r* Blastoporus, *sp* Spalte im Mesoderm (Rest des Urdarmlumens), *se* Serosa, *s* Seitenstränge der Anlage der Bauchganglienkette, *spm* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *tr* Tracheenanlage (in *E* als Einstülpung des Ectoderms, in *F* im Querschnitt) *us* Ursegment (= Cölomsäckchen).

Die Trennung der beiderseitigen Mesodermstreifen von einander wird in späteren Stadien wieder aufgegeben, indem die Mesenchymzellen sich in der Medianlinie dicht aneinander schliessen. Es bildet sich hier vielfach, nachdem die mediane Dotterfirste rückgebildet wurde, eine Zellanhäufung (Fig. 500 *E*) aus, welche unter der Anlage der Bauchganglienkette hinzieht und ihre Entstehung den Mesenchymzellen verdankt. Dieser Zellstrang ist es, welcher von Nusbaum (No. 57) als Chorda der Insecten bezeichnet wurde. Er wird schliesslich zur Bildung von Bindegewebe und anderem Mesodermgewebe aufgebraucht.

Die definitive Leibeshöhle der Insecten entsteht völlig unabhängig von den Cölomhöhlen und zwar, wie schon Bütschli (No. 11) bekannt war, durch eine Abhebung des Keimstreifs vom Dotter (Fig. 500 *F*, *l*). Sie erscheint einerseits von der Oberfläche des Nahrungsdotters, andererseits von den unregelmässig geordneten Mesenchymzellen begrenzt. Ursprünglich können wir am Querschnitt drei gesonderte Räume der definitiven Leibeshöhle unterscheiden (bei Hydrophilus nach Heider) einen medianen und zwei grössere, paarige, laterale, welche später untereinander und mit weiteren, durch Auseinanderweichen der Mesenchymzellen entstandenen Lacunen (z. B. in den Extremitäten) zusammenfliessen. Wir werden die Räume der definitiven Leibeshöhle, wie bei Peripatus (vgl. oben pag. 710 ff.) auf die primäre Leibeshöhle oder Furchungshöhle zurückführen dürfen. Sie stellt durchgehends nur Lacunen im Bereiche des Mesenchyms dar und trägt überall den Charakter eines Pseudocöls (vgl. Einleitung pag. XII).

In späteren Stadien der Embryonalentwicklung treten die Cölomsäcke und die definitive Leibeshöhle in Communication (pag. 834, Fig. 509 *A*, *us*, *lh*). Zunächst verschmelzen die hinter einander gelegenen Cölomsäcke durch Rückbildung der sie trennenden Querdissepimente, hierauf öffnet sich in der medianen Wand der Cölomsäcke eine Spalte, durch welche ihr Lumen mit der definitiven Leibeshöhle in Verbindung tritt. Bei den späteren Umbildungen, welche die Wand der Cölomsäcke erfährt, sind die letzteren dann nicht mehr als gesonderte Abschnitte der gesammten Leibeshöhle zu erkennen.

8. Organbildung.

A. Aeussere Haut.

Die Hypodermis geht durch directe Umwandlung aus den Zellen des Ectoderms hervor. In späteren embryonalen Stadien kommt es an der äusseren Oberfläche des letzteren zur Ausbildung der Cuticula des jüngsten Larvenstadiums. Die als Haare, Borsten und anderweitig benannten äusseren Fortsatzbildungen werden von besonderen grossen Hypodermiszellen (Borstenmutterzellen) aus angelegt (Tichomiroff, No. 78). Von ganz ähnlichen Zellen (Schuppenmutterzellen) werden in der Puppe der Lepidopteren die Schuppen des Flügels gebildet Semper, Nr. 126).

B. Endoscelet.

Das Endoscelet des Kopfes (Tentorium) entwickelt sich aus zwei Paaren von Ectodermeinstülpungen, von denen das vordere an der Innenseite und etwas vor der Mandibel, das hintere innen und etwas vor der

zweiten Maxille sich entwickelt. Das vordere Paar tritt mit dem hinteren in Verbindung und entsendet einen Stützpfeiler nach der Dorsalseite an die Ränder des Clypeus. Durch mediane Verschmelzung des hinteren Paares wird eine Ueberbrückung des Unterschlundganglions erzeugt, welche bei manchen Formen als querer Balken im Hinterhauptsloche erkennbar ist (Tichomiroff, Grassi, Patten, Heider, Carrière).

Aehnliche Ectodermeinstülpungen geben zur Ausbildung einer Chitinsehne für den Flexor Mandibulae und einer ähnlichen kleineren für seinen Antagonisten Anlass.

Hatschek (No. 36), welcher die Beziehung der genannten Einstülpungen zu den Hartgebilden des Kopfes nicht kannte, glaubte in ihnen Tracheeneinstülpungen des Kopfes gefunden zu haben. In gleicher Weise werden sie auch neuerdings noch von Carrière (No. 13) aufgefasst. Da derartige Endosceletbildungen auch in andern Gruppen z. B. bei den Crustaceen (vgl. oben pag. 359) sich finden, und die hypothetische Umbildung einer Trachee in eine Endosceletbildung dieser Art die Vorstellung eines erheblichen Functionswechsels involvirt, so erscheint uns die Homologie der in Rede stehenden Einstülpungen mit den echten Tracheeneinstülpungen nicht genügend sichergestellt und sind wir geneigt, die ersteren als Bildungen eigener Art aufzufassen, umsomehr als dieselben der Lage nach durchaus nicht überall eine so erhebliche Uebereinstimmung mit den Tracheenstigmen der hinten folgenden Segmente erkennen lassen, wie dies bei Chalicodoma thatsächlich der Fall ist.

C. Nervensystem.

Sämmtliche Theile des Centralnervensystems sind Derivate des Ectoderms und werden im Embryo als Ectodermverdickungen angelegt. Wir finden die Anlage der **Bauchganglienkette** — wie dies zuerst durch Hatschek bekannt geworden ist — bald, nachdem die Gastrulaeinstülpung zum Verschluss gekommen ist, in der Form zweier, zu beiden Seiten der Medianlinie längsverlaufender Ectodermverdickungen, der sogenannten Primitivwülste (pag. 795, Fig. 489 *A*), welche sich vom Kopfabschnitte bis zum Endsegmente erstrecken und zwischen sich eine unpaare Einsenkung, die Primitivrinne, erkennen lassen (Fig. 500 *C*, *pr* und *piw*). Bald nach dem Auftreten der Primitivwülste kann man an ihnen die ersten Spuren der Segmentirung erkennen, indem sie auf der Höhe der Segmente mächtiger sind, als an den Segmentgrenzen. Die Primitivwülste gehen nach vorne zu den Seiten der Oesophaguseinstülpung (Anlage der Schlundcommissur) auf das Kopfsegment über und stehen mit der aus einer Verdickung des Kopflappens sich entwickelnden Gehirnanlage vom ersten Anfange an in directem Zusammenhange. Dieses Verhalten wurde neuerdings besonders von Patten (Nr. 67) betont, und auch von Heider (Nr. 38), und Graber (Nr. 30) gegenüber Will (Nr. 97) hervorgehoben, welcher die Gehirnanlage der Aphiden (Scheitelplatte) selbstständig entstehen und mit der Anlage der Bauchganglienkette durch die erst secundär zur Entwicklung kommenden Schlundcommissuren in Verbindung treten lässt (vgl. hinsichtlich derselben Verhältnisse bei den Crustaceen pag. 360 Anm.).

Aus den segmentalen Erweiterungen der Primitivwülste gehen die Ganglien der Bauchganglienkette, aus den intersegmentalen Verschmälerungen die paarigen Längscommissuren hervor.

An Querschnitten (pag. 817, Fig. 500 *C*; pag. 773, Fig. 477) erkennt man, dass das Ectoderm im Bereich der Primitivwülste (*pw*) zunächst mehrschichtig geworden ist. Später lösen sich durch eine Art von Delamination die tieferen Schichten von den oberflächlichen los (Fig. 500 *D—F*, *s*) und bilden die sogenannten Seitenstränge, d. h. die Anlagen der Längsstränge der Bauchganglienkette. Inzwischen vertieft sich die Primitivrinne (*pr*) und bildet eine zwischen die Seitenstränge sich erstreckende Einstülpung. Die Zellen im Grunde dieser Einstülpung stellen den sogenannten Mittelstrang dar und werden entsprechend der Mitte der Segmente zur Entwicklung von querverlaufenden Nervenfibrillen verwendet, wodurch die Quercommissuren der einzelnen Ganglienpaare gebildet werden (Hatschek).

Hinsichtlich des Verhaltens des Mittelstranges im Bereiche der interganglionären Strecke sind die Ansichten bisher noch getheilt. Während man im Allgemeinen im Anschlusse an Hatschek glaubte, dass im Bereich dieser Strecke die Einstülpung der Primitivrinne sich später verflacht und ihre Wand völlig zur Bildung von Hypodermis aufgebraucht werde, giebt Graber (No. 30) auch für diese Region die Abspaltung eines Mittelstranges an, welcher in späteren Stadien rückgebildet werden soll.

Die Nervenfibrillen entstehen zunächst an der inneren oder basalen Fläche der Seitenstränge und des Mittelstranges. Sie werden erst durch secundäre Lageverschiebungen ringsum von Ganglienzellen umhüllt. (Vgl. über das gleiche Verhalten bei den Crustaceen pag. 360 und 361).

Entsprechend den Angaben Leydig's über das Vorhandensein einer doppelten Quercommissur in jedem Bauchmarkganglion vieler Insecten hat man vielfach auch eine solche doppelte Anlage bereits im Embryo nachweisen können. (Patten No. 66, Ayers No. 1, Heider No. 38, Wheeler No. 95, Graber No. 30). Ueber die Art und Weise der Entstehung der peripheren von den Bauchmarkganglien abtretenden Nerven sind bisher keine genaueren Mittheilungen gemacht worden.

Bezüglich des bei vielen Insecten beobachteten, die Bauchganglienkette überbrückenden ventralen Diaphragma's (pag. 834, Fig. 509 *A*, *dv*), sei erwähnt, dass Korotneff (No. 47) dasselbe vom Mesoderm herleitet, während Heider (No. 38) bei Hydrophilus seine erste Entstehung auf seitlich von den Ganglienanlagen befindliche Ectodermzellen zurückführen zu können glaubte.

Eine ungemein regelmässige Anordnung der Zellen zeigen die Querschnitte durch die Bauchmarksanlage mancher Orthopteren (Fig. 501). Wheeler (Nr. 94) hat neuerdings bei Xiphidium an der Oberfläche der Seitenstränge jederseits vier grosse als „Neuroblasten" bezeichnete Zellen (n_1—n_4) erkannt, von denen das Zellmaterial durch Knospung erzeugt wird und in Folge dessen eine Anordnung in vertical gestellte Lamellen (*z*) aufweist. Aehnliches haben Graber (Nr. 30) für Stenobothrus und Viallanes (Nr. 84) für Mantis beobachtet. Der Mittelstrang weist nach Wheeler nur in der interganglionären Region Neuroblasten (*m*) auf, welche jedoch bald an die Hinterseite der Quercommissuren rücken. Jedenfalls ist — wie dies auch Wheele hervorhebt — in dem Vorhandensein von acht Längsreihen von Neuroblasten ein Hinweis auf ähnliche Verhältnisse der Anneliden gegeben, wo sich nur zwei solche Reihen, von den Neuroteloblasten aus erzeugt, vorfinden (vgl. oben pag. 195 und 221).

Ursprünglich wird in jedem der sechzehn Segmente des primären Rumpfes ein Ganglienpaar der Bauchganglienkette angelegt. Später können Verschmelzungen unter denselben eintreten, wodurch eine scheinbare Reduction der Zahl veranlasst wird. So vereinigen sich die Ganglienpaare der drei Kiefersegmente zur Bildung des unteren Schlundganglions, während die letzten Abdominalganglienpaare in verschiedener Zahl mit einander verschmelzen und gleichzeitig weiter nach vorne rücken. In einzelnen Fällen kommt es zu einer sehr beträchtlichen Concentration des Bauchmarks durch Vereinigung der auf einander folgenden Ganglienpaare (z. B. bei vielen Dipteren).

Das **Gehirn (oberes Schlundganglion)** entwickelt sich im Bereiche des durch die Ausbreitung der Kopflappen gekennzeichneten vorderen Kopfabschnittes. Wir können an der Gehirnanlage frühzeitig folgende Abschnitte unterscheiden:

1. Paarige, zu den Seiten der Mundöffnung und des Vorderkopfes nach vorne verlaufende Verdickungen des Ectoderms, welche sich als die directe Fortsetzung der Primitivwülste darstellen (Fig. 502 b^1, b^2, b^3) und aus denen jene Gehirnpartien hervorgehen, welche man als die Stammganglien bezeichnen könnte, und welche von Viallanes als Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum unterschieden

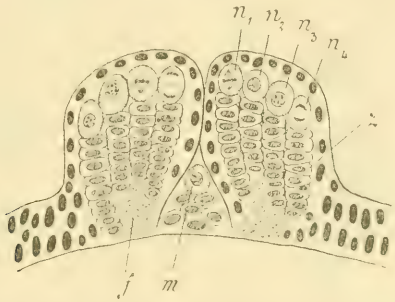


Fig. 501. Querschnitt durch die Anlage des Bauchmarks von Xiphidium (nach Wheeler).

f Fasermassen im Querschnitt, *m* Neuroblastzelle des Mittelstranges, n_1—n_4 Neuroblasten der Seitenstränge, *z* Ganglienzellpfeiler von den Neuroblasten ausgehend.

wurden. Entsprechend dieser Theilung macht sich auch schon an der Anlage frühzeitig eine Segmentirung in drei hinter einander folgende Abschnitte bemerkbar. Patten (Nr. 67) hat das Verdienst, auf diese Segmentirung zuerst hingewiesen zu haben.

2. Eine umfängliche, lateralwärts von den genannten Wülsten gelegene Ectodermverdickung im Bereiche der Kopflappen (Fig. 502 *A*, *og*). Es ist dies die Anlage des Ganglion opticum. Diese Anlage wird an ihrem äusseren Rande von einer halbkreisförmigen Ectodermeinstülpung (*i*) umfasst (Ganglionic invagination, Patten), welche weitere Elemente zur Vergrösserung des optischen Ganglions liefert und mit einer ähnlichen bei den Decapoden (vgl. pag. 370) und den Arachniden (vgl. pag. 546 ff. und 583) gefundenen Einstülpung der Lage nach übereinstimmt.

Der nach aussen von der genannten Einstülpung gelegene Theil des Ectoderms der Kopflappen (Fig. 502 *A*, *op*), welcher eine Verdickung aufweist, vergrössert sich später beträchtlich und liefert einen grossen Theil der Kopfhaut und die Anlagen der Augen, wesshalb er als Augenplatte (Optic plate) bezeichnet wird.

Die Loslösung der Gehirnanlage von dem Ectoderm ist, ebenso wie die der Seitenstränge der Bauchganglienkette auf einen Delaminationsprocess zurückzuführen. Hiervon macht die erwähnte Einstülpung insofern eine Ausnahme, als dieselbe als Ganzes direct in die Zusammensetzung des optischen Ganglions eingeht. In gleicher Weise, wie wir dies für die Seitenstränge des Bauchmarks geschildert haben, werden auch hier die Fasermassen zunächst an der inneren Fläche der Gehirnanlage ausgebildet und gelangen erst später in das Innere des sich zu einem plastischen Körper ballenden Gehirnes, so dass sie ringsum von einem Ganglienbelag umhüllt erscheinen.

Die beiden Hälften des Gehirns werden ursprünglich getrennt von einander angelegt. Später, wenn der Abschluss des Rückentheils des Kopfes sich vollzieht, rücken die beiden Gehirnhälften an der Dorsalseite

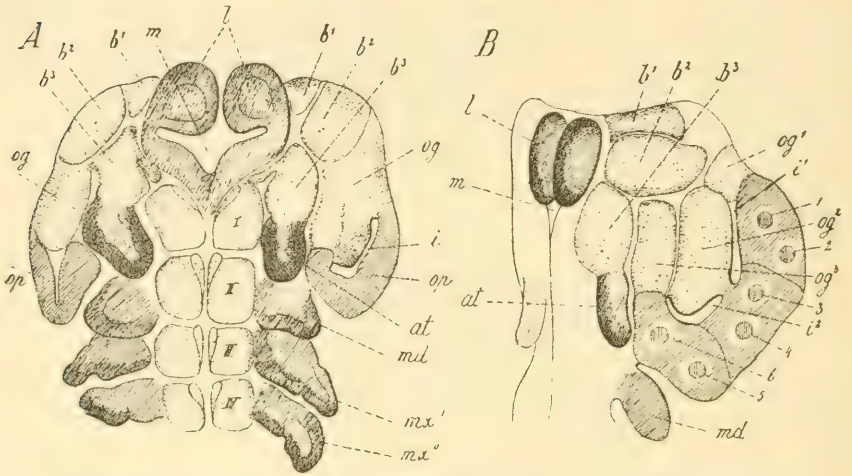


Fig. 502. Schema der Gehirnentwicklung von Acilius (nach Patten). *A* Vorderende des Keimstreifs eines Acilius-Embryos. *B* dasselbe im 3/4 Profil. *at* Antenne, b^1 erstes Gehirnsegment, b^2 zweites Gehirnsegment, b^3 drittes Gehirnsegment, *i* Einstülpung, i^1 vorderer Abschnitt, i^2 hinterer Abschnitt der Einstülpung, *l* paarige Anlage der Oberlippe, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *og* Ganglion opticum, og^1 erstes Segment, og^2 zweites Segment, og^3 drittes Segment des Ganglion opticum, *op* Augenplatte, *1—6* Anlage des ersten bis sechsten Larvenauges, *I—IV* die vier vordersten Segmente der Bauchganglienkette, *I* dem Vorkiefersegmente (?), *II* dem Mandibelsegmente, *III* dem ersten Maxillarsegmente, *IV* dem zweiten Maxillarsegmente zugehörig.

einander immer näher, bis sich schliesslich zwischen ihnen unter Theilnahme einer medianen Einstülpung (also wie bei den Quercommissuren der Bauchmarksganglien) eine commissurenartige Verbindung herstellt (Grassi Nr. 32, Heider Nr. 38, Graber Nr. 28 und 30).

Hinsichtlich des Details der Entwicklung des Insectengehirnes sind in neuerer Zeit hauptsächlich die Angaben von Patten (No. 67) für Acilius und von Viallanes (No. 84) für Mantis von Wichtigkeit geworden. Nach Patten soll an der gesammten Kopfanlage eine Zusammensetzung aus drei Segmenten (Fig. 502) erkennbar sein, an welcher Segmentirung nicht blos die Stammtheile der Gehirnanlage, sondern auch die Anlage des Ganglion opticum und die Augenplatte participiren. Auf der demnach in drei auf-

einander folgende Segmente zertheilten Augenplatte (*op*), finden sich bei Acilius die Anlagen der sechs Ocellen der Larve in der Weise vertheilt, dass je ein Paar von Ocellen einem Segment zukommt (Fig. 502 *B*, 1—6). Bei der in späteren Stadien im Zusammenhang mit der Ausbildung des Rückenabschnittes des Kopfes stattfindenden Verschiebung der einzelnen Theile der Kopfanlage, von welcher wir oben (pag. 800) gesprochen haben, finden auch Veränderungen der gegenseitigen Lage der Ocellen statt, auf welche jedoch im Einzelnen hier nicht näher eingegangen werden kann. Auch die obenerwähnte an der Bildung des Ganglion opticum betheiligte Einstülpung soll nach Patten in drei der Gehirnsegmentirung entsprechende Abschnitte (Fig. 502 *B*, i^1 i^2) zerfallen, von denen bei Acilius nur die beiden vorderen als deutliche Einstülpungen erkennbar sind, während der dritte durch eine solide Einwucherung ersetzt ist.

Die Angaben Patten's sind von Wheeler (No. 95) für Doryphora fast vollständig bestätigt worden. Ebenso scheint auch Carrière (No. 13) den Anschauungen Patten's nahe zu kommen. Dagegen konnten sich Heider (No. 38) und Graber (No. 30) an Hydrophilus zwar von dem Vorhandensein einer Segmentirung im Bereiche des Stammtheils des Gehirns (b^1—b^3) überzeugen, dagegen war die Segmentirung im Bereiche des optischen Ganglions und der Augenplatte nicht deutlich erkennbar. Es spricht auch schon ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den übrigen Arthropoden, vor Allem bei den Crustaceen (vgl. pag. 362 ff.) für die Ansicht, dass das optische Ganglion ein dem vordersten Gehirntheil ausschliesslich zugehöriger, secundärer Gehirnabschnitt sei.

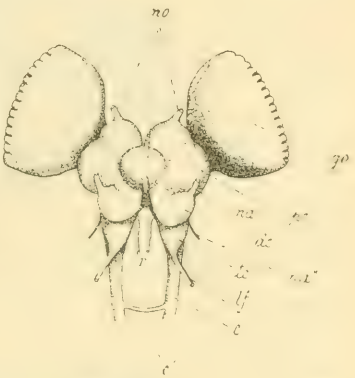


Fig. 503. Vordere (Ventral-) Ansicht des ausgebildeten Gehirnes von Oedipoda (nach Viallanes).
c Schlundcommissur. *c'* Quercommissur hinter dem Schlunde, *dc* Deutocerebrum, *go* Ganglion opticum, *lf* Labrofrontalnerv, *na'* Antennennerv, *na''* accessorischer Antennennerv, *no* Nerven der drei Ocellen, *pc* Protocerebrum, *r* Wurzel des paarigen, stomatogastrischen Ganglions, *tc* Tritocerebrum.

Mit dieser Auffassung stehen auch die neueren Angaben Viallanes' (No. 84) für Mantis in Uebereinstimmung. Nach Viallanes zerfällt der Stammtheil des Gehirns (Fig. 503) in drei Abschnitte, welche dem Protocerebrum (*pc*), Deutocerebrum (*dc*) und Tritocerebrum (*tc*) des ausgebildeten Thieres entsprechen. Von diesen steht das Protocerebrum in Verbindung mit den optischen Ganglien (*go*) und liefert ausserdem die Nerven zu den Ocellen (*no*) sowie den dorsalen Integumentnerven, das Deutocerebrum liefert die Antennennerven (*na'* und *na''*), während das Tritocerebrum den mit dem Ganglion frontale in Verbindung stehenden Labrofrontalnerven (*lf*) abgiebt. An der Anlage des optischen Ganglions konnte Viallanes nur eine Trennung in eine äussere und innere Parthie (premier lobe protocérébral und deuxième lobe protocérébral erkennen. Auch Cholodkovsky (No. 20) konnte an Phyllodromia die Gehirnsegmentirung beobachten. Er hält jedoch die optischen Ganglien für zu dem dritten Gehirnabschnitte gehörig.

Nach dem Gesagten würden wir geneigt sein, den primären Kopfabschnitt als aus drei verschmolzenen Segmenten hervorgegangen zu betrachten. Von diesen würde das vorderste als echtes primäres Kopfsegment zu bezeichnen sein. Der ihm zukommende Gehirnabschnitt (Protocerebrum) würde das Homologon des aus der Scheitelplatte hervorgegangenen Annelidengehirnes

darstellen. Das zweite Kopfsegment, als welches wir das Antennensegment[1]) zu betrachten hätten, würde als ein ursprünglich postoral gelegenes erst secundär nach vorne gerücktes Rumpfsegment zu betrachten sein (vgl. oben pag. 793), und die gleiche Betrachtungsweise würde auch für das dritte Kopfsegment zutreffen, hinter welchem dann eventuell das hypothetische Vorkiefersegment und hierauf das Mandibelsegment folgen würden.

Es muss dem Gesagten gegenüber auffallen, dass man bisher im primären Kopfabschnitte blos ein Paar von Cölomsäcken hat auffinden können (vgl. oben pag. 816). Dieses Paar gehört nach Cholodkowsky dem Segmente

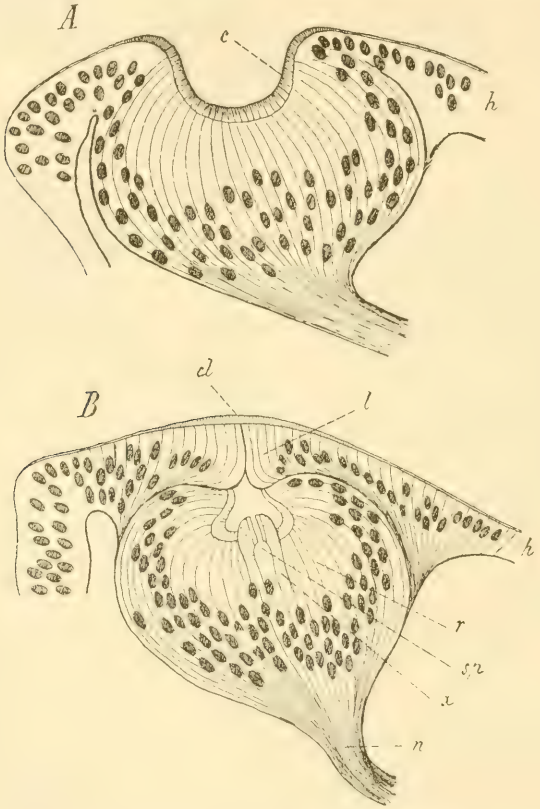


Fig. 504. Zwei Stadien der Entwicklung des fünften Ocellus der Acilius-Larve (nach Patten).

c Cuticularer Stäbchensaum, *cl* Anlage der Chitinlinse, *h* Hypodermis, *l* lentigene Schicht (Glaskörper), *n* Nerv, *r* Anlage der Retina, *sp* Verticalspalt der Retina, *x* die diesen Spalt seitlich begrenzenden Retinazellen.

der Antennen zu, in welche sich auch ein Fortsatz desselben hineinerstreckt. Wir müssten annehmen, dass die zwischen dem genannten und den Cölomsäcken des Mandibelsegmentes gelegenen Ursegmentpaare secundär unterdrückt sind.

[1]) Es muss erwähnt werden, dass Patten (No. 67) und Carrière (No. 13) die Antenne dem dritten Gehirnsegmente zurechnen.

Es verdient erwähnt zu werden, dass das Ganglion frontale und der damit zusammenhängende unpaare Schlundnerv selbstständige Bildungen sind, welche erst secundär mit dem Gehirn in Verbindung treten. Sie verdanken ihre Entstehung einer Ectodermeinstülpung, welche der vorderen Wand der Oesophaguseinsenkung angehört.

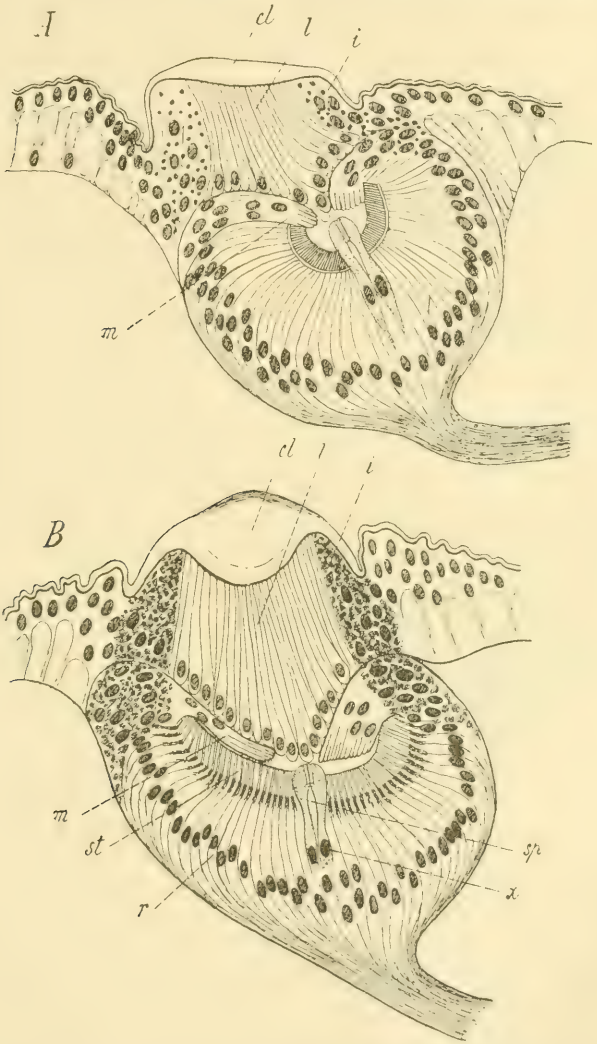


Fig. 505. Zwei spätere Stadien der Entwicklung des fünften Ocellus der Acilius-larve (nach Patten).

cl Chitinlinse, *i* pigmentirte sog. Iris, *l* lentigene Schicht (Glaskörper), *m* mittlere inverse Schicht des Auges, *r* Retina, *sp* Verticalspalt der Retina, *st* Stäbchen, *x* Zellen, welche den Verticalspalt begrenzen.

Von dieser Einstülpung wird das Material für die Bildung des Frontalganglions und der Schlundnerven geliefert (Heider Nr. 38, Carrière Nr. 13).

D. Sinnesorgane.

Wir sind nur über die Entwicklung der Augen einigermassen orientirt und müssen die Besprechung der Ocellen und des zusammengesetzten Seitenauges (Fächerauge) gesondert behandeln.

Ueber die Entwicklung der Ocellen der Aciliuslarve hat neuerdings Patten (Nr. 67) eingehende Mittheilungen gemacht. Wir finden hier jederseits sechs Ocellen, welche nach Patten sich in drei Paaren auf die von ihm angenommenen drei vordersten Kopfsegmente vertheilen sollen. Die einzelnen Ocellen dieser drei Paare weisen unter einander nach ihrem Bau und ihrer Entwicklung ziemlich bedeutende Verschiedenheiten auf, obgleich darin ein gewisser einheitlicher Typus zu erkennen ist. Diesem scheint der Ocellus Nr. V (ventraler Ocellus des dritten Paares, in der Larve aber weit nach vorne verschoben) am nächsten zu stehen, daher wir uns mit der Schilderung der Entwicklung dieses einen Auges begnügen.

Die Anlage dieses Ocellus (Fig. 504 *A*) erinnert in einem gewissen Stadium der Entwicklung sehr an die einfach gestalteten Sehgruben oder Napfaugen, wie sie bei gewissen Mollusken (z. B. an der Aussenseite der Tentakel von Patella sich vorfinden. Sie stellt eine einfache grubenförmige Einsenkung einer verdickten Hypodermisparthie dar. Die hohen Zellen, welche die Wand dieser Einsenkung zusammensetzen, sind in einer einfachen Schicht angeordnet und tragen an ihrem freien, gegen die Sehgrube gekehrten Ende einen gestrichelten Cuticularsaum (*c*), während von ihren unteren oder basalen Enden die Nervenfasern zur Bildung eines gemeinsamen Sehnerven zusammentreten.

Nach Patten soll diese anscheinend einheitliche Anlage des Ocellus durch Verschmelzung von mindestens vier gesonderten Grübchen entstanden sein, welche embryonale Primärorgane darstellen und ihrem Bau nach an die Augengruben im Mantelrande von Arca erinnern. Entsprechend dieser Verschmelzung weist auch der Sehnerv eine Zusammensetzung aus vier ursprünglich getrennten Bündeln auf.

In späteren Stadien schliesst sich die Augengrube nach aussen (Fig. 504 *B*) ab, indem die Randparthien sich bis zur gegenseitigen Berührung über die tieferen Theile des Auges hinüberschieben. Auf diese Weise geht aus der grübchenförmigen Anlage ein durch Ueberwachsung zweischichtig gewordenes Napfauge hervor. Die äussere, oder oberflächliche Schichte (*l*) wird in ihrem centralen Antheil zur lentigenen Schicht (Glaskörper), während die peripheren Parthien zur pigmentirten Iris werden. Aus dem cuticularen Stäbchensaum dieser Zellen geht allmählich die cuticulare Chitinlinse (*cl*) des Ocellus hervor. Am Rande geht die in Rede stehende, oberflächliche Schichte des Auges direct in die unveränderte Hypodermis (*h*) über.

Die tieferliegende Schicht des Auges, welche noch immer becherförmig eingekrümmt erscheint, muss als Anlage der Retina (*r*) bezeichnet werden. Aus ihrem cuticularen Stäbchensaume gehen die Sehstäbchen hervor. Bald entwickeln sich gewisse Besonderheiten, welche für das Auge von Acilius charakteristisch sind. So vor Allem ein die Retina senkrecht durchsetzender Spalt (*sp*), welcher von den horizontal gestellten Stäbchen der anliegenden grossen Retinazellen (*x*) begrenzt wird. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung (Fig. 505) kommt es bei

diesem Auge zu einer Abflachung des becherförmigen Innenraumes, wodurch der Augengrund geebnet und die demselben angehörigen Stäbchen vertical gestellt (Fig. 505 *B*, *st*) erscheinen. Dagegen sind die dem Rande des Retinabechers angehörigen Zellen (*m*) genöthigt, sich nach Innen einzukrümmen und bilden eine inverse, mit ihren Stäbchen gegen die Basis des Retinabechers gerichtete Randschicht, welche als das Rudiment einer dritten, zwischen die beiden Hauptschichten des Auges sich einschiebenden Schicht betrachtet werden kann.

Wir würden nach dem Gesagten berechtigt sein, das zweischichtige Insectenstemma von einem dreischichtigen Auge durch Atrophie oder unvollständige Entwicklung der mittleren Schicht abzuleiten. Noch deutlicher als bei Acilius soll die ursprüngliche Dreischichtigkeit des Ocellus nach Patten (No. 66) an den Augen der jüngsten Hydrophiluslarven (Fig. 506) zu erkennen sein, bei welchen die Augeneinstülpung nicht von der Mitte, sondern vom Rande und zwar von der Dorsalseite her in die Augenanlage eindringt (Fig. 506 *A*). Noch in späteren Stadien erhält sich ein Rest der mittleren Zellschicht (*m*). Nach den Untersuchungen Grenacher's (No. 151) scheinen jedoch gewisse Insectenstemmata zeitlebens (Fig. 507) dem Typus des einfachen Napfauges viel näher zu bleiben, als man nach den erwähnten Angaben Patten's erwarten sollte, indem bei ihnen die Augenblase niemals zum vollständigen Verschlusse kommt und die Schichten der Retinazellen und der Linsenbildungszellen stets in direkter Continuität mit der Hypodermis bleiben (vgl. z. B. Fig. 507).

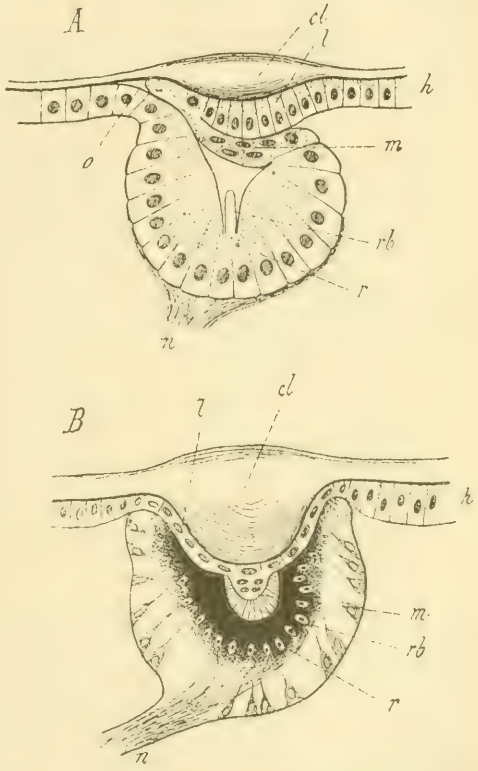


Fig. 506. *A* Augenanlage einer eben ausgeschlüpften Hydrophiluslarve, *B* einer etwas älteren Larve (nach Patten).

cl Chitinlinse, *h* Hypodermis, *l* lentigene Schicht, *m* Mittelschicht der Augenanlage, *n* Nerv, *o* Mündung der Augeneinstülpung, *r* Retinaschicht, *rb* Stäbchen (in *A* in eine einzige Reihe gestellt).

Mit den Angaben Patten's stehen die Mittheilungen Carrière's nicht in Uebereinstimmung. Wenn wir Carrière (No. 14) recht verstehen, so geht bei der Entwicklung der Ocellen in den Puppen von Chrysididen und Ichneumoniden die Trennung der Retinaschicht von der lentigenen Schicht durch Delamination vor sich, während die erst später sich entwickelnde Augeneinstülpung den Typus des Napfauges zur Ausbildung bringt und gleichzeitig zur Entwicklung der Cornealinse in gewisser Beziehung steht.

Die Larven der holometabolischen Insecten entbehren in der Regel der zusammengesetzten Seitenaugen (Fächeraugen). Solche kommen erst

bei dem allmählichen Uebergange in den Imagozustand zur Entwicklung. Dagegen besitzen die Larven häufig eine Anzahl (sehr oft sechs) seitlich gestellter Ocellen. Es erhebt sich nun die Frage, in welcher Beziehung die zusammengesetzten Seitenaugen der Imago zu den Ocellen der Larve stehen. Es ist sicher, dass die Ocellen der Larve rückgebildet und nicht in die Imago mit übernommen werden. Man kann an Schmetterlingspuppen die der Rückbildung entgegengehenden Larvenocellen von der Hypodermis losgelöst und an dem Sehnerv wie an einem Stiel in das Innere der Larve zurückgezogen finden (Carrière Nr. 147). Da sich zu dieser Zeit die Anlage des zusammengesetzten Auges als seitliche Hypodermisverdickung bemerkbar macht, so könnte man meinen, dass letzteres eine vollständige Neuerwerbung darstellt. Nach den Beobachtungen Patten's für Acilius scheint aber doch eine gewisse Beziehung zwischen den Larvenaugen und dem Imagoauge zu bestehen. Bei Acilius besitzt das mächtig entwickelte und complicirt gebaute Larvenauge Nr. I einen eigenthümlichen dorsalen Anhang, welcher vielleicht das Rudiment eines Ocellus darstellt. Jene Hypodermisverdickung nun, welche zur Ausbildung des imaginalen Seitenauges führt, entwickelt sich zunächst in directer Umgebung dieses Anhangs. In späteren Stadien bildet diese Anlage ein verdicktes Band, welches die sechs Ocellen fast rings umgiebt. Es ist diese Lagebeziehung vielleicht einer Auffassung günstig, welche in dem Complex der sechs Larvenocellen und in dem später zur Entwicklung kommenden Fächerauge nur different entwickelte Partien eines und desselben Sehfeldes erblickt. Wir werden uns hierbei der Auffassung Grenacher's erinnern dürfen, nach welcher die Ommatidien des Fächerauges einerseits und die Ocellen andererseits nur differente Entwicklungsformen und Ausbildungsstufen eines und desselben Augentypus darstellen (vgl. hierzu auch pag. 894 ff.).

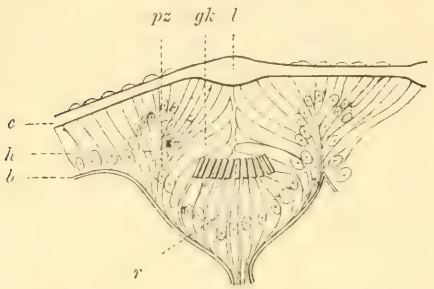


Fig. 507. Schnitt durch das Auge einer Käferlarve (Dytiscus) [nach Grenacher, aus Hatschek's Lehrbuch].

c Chitincuticula, *l* Cornealinse, *h* Hypodermis, *pz* Pigmentzellen, *gk* Glaskörper, *r* Retina, *b* Basalmembran.

Die frontalen Ocellen der Imagines vieler Insecten haben mit den Larvenocellen nichts zu thun. Gegen die Ansicht Patten's, dass sie vielleicht in näherer Beziehung zu den Fächeraugen stehen, dürften die selbstständigen Verhältnisse ihrer Innervirung angeführt werden. Wir finden diese Ocellen häufig in der Dreizahl vorhanden. Patten (No. 66) hat bei Vespa beobachtet, dass der mediane unpaare Ocellus durch Verwachsung aus einer paarigen Anlage hervorgeht.

Das Detail der Entwicklung der **zusammengesetzten Seitenaugen** (Fächeraugen oder Facettenaugen) ist bisher hauptsächlich an den Puppen der holometabolischen Insecten (für die Dipteren durch Weismann Nr. 129, für die Lepidopteren und Hymenopteren durch Carrière Nr. 147) bekannt geworden. In vielen Fällen macht sich die erste Anlage der Fächeraugen — wie wir oben sahen — in einer paarigen, seitlichen Hypodermisverdickung geltend, während in anderen Fällen nur

eine Verdichtung des Ectoderms zu bemerken ist, indem die einzelnen Zellen enger aneinander rücken. Die Sonderung der einzelnen Ommatidien (Einzelaugen) geht hier ausschliesslich auf dem Wege der histologischen Differenzirung (Fig. 508) vor sich. Frühzeitig kann man — ähnlich wie dies oben (pag. 368) für Mysis erwähnt wurde — die einzelnen Ommatealpfeiler und dazwischen gelegenes indifferentes Gewebe [die bei Vespa sehr mächtigen Zwischenpfeiler (*1*)] unterscheiden. Im Bereiche der Ommatealpfeiler rücken die Zellen in zwei Schichten übereinander, von denen die äussere die Krystallkegelzellen (*2*) und die Hauptpigmentzellen (*3*), die innere dagegen die mit den Nervenfasern (*5*) im Zusammenhang stehende Retinula (*4*) liefert. Die Krystallkegelzellen sondern nach aussen die cuticulare Cornealinse ab, während in ihrem Inneren bei den Augen des euconen Typus der Krystallkegel zur Entwicklung kommt. Aus den Zellen der Zwischenpfeiler (*1*) entwickeln sich die sogenannten Nebenpigmentzellen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung verdickt sich die Augenanlage beträchtlich, wodurch die einzelnen Ommatidien höher und schmäler werden und auch dichter aneinander rücken. Vor Allem gewinnen die Retinulazellen bedeutend an Höhe. Es erfolgt die Pigmenteinlagerung sowohl in den Retinulazellen, als auch in den verschiedenen, die Aussenseite des Ommatidiums bedeckenden Pigmentzellen. Die Entwicklung der Ommatidien erscheint hiermit in ihren wesentlichsten Zügen vollendet (Carrière).

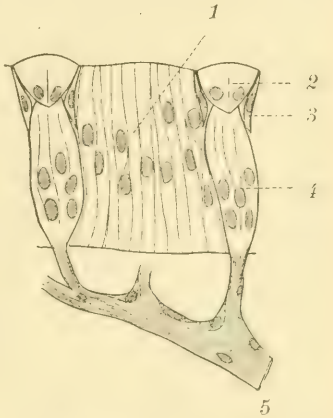


Fig. 508. Schnitt durch das in Entwicklung begriffene zusammengesetzte Auge von Vespa (nach Carrière, aus Hatschek's Lehrbuch).

1 Cylinderzellen (spätere Nebenpigmentzellen, *2* Krystallkegelzellen, *3* Hauptpigmentzellen, *4* Retinula, *5* Nerv, welcher zu den einzelnen Ommatidien Aeste abgiebt.

E. Tracheensystem.

Die Tracheen entstehen aus paarigen segmental angeordneten Ectodermeinstülpungen, welche lateralwärts von den Extremitätenanlagen gelegen sind (Fig. 488 *A*, *st*, pag. 793; Fig. 489 *A*, *st*, pag. 795 und Fig. 500 *E*, *tr*, pag. 817). Meist macht sich die Entwicklung der Tracheeneinstülpungen schon in ziemlich frühen Stadien, bald nach der Ausbildung der Gliedmaassenanlagen bemerkbar. Doch scheint es nach einer Bemerkung von Grassi (Nr. 33), dass bei Japyx die Ausbildung des Tracheensystems erst in späten Embryonalstadien stattfindet. Dies würde als das ursprünglichere, an die Myriopoden erinnernde Verhalten zu betrachten sein (vgl. pag. 747 und 757). Denn da das Tracheensystem, phylogenetisch betrachtet, eine der jüngsten Erwerbungen der Insectenahnen darstellt, so müssen wir seine frühzeitige Entwicklung in der Ontogenie der meisten Insecten als eine durch die Wichtigkeit des Organsystems bedingte secundäre Verlagerung in frühere Stadien betrachten.

Die ursprünglich einfachen Tracheeneinstülpungen (pag. 817, Fig. 500 *E*, *tr*) erfahren zunächst in ihrem Grunde eine Erweiterung, von welcher bald die einzelnen Tracheenäste als Divertikel abgehen, während der verengte Eingang der Einstülpung als Stigmenast und Stigmenöffnung

erhalten bleibt. Indem die hinter einander gelegenen, aus den einzelnen Tracheeneinstülpungen hervorgegangenen taschenartigen Räume sich nach der Längsrichtung des Körpers in die Länge ziehen und mit ihren Enden unter einander verschmelzen, entstehen nach Durchbruch der Verwachsungsstelle die beiden Längsstämme des Tracheensystems (Bütschli Nr. 11). Erst in späten Embryonalstadien wird die cuticulare Tracheenintima abgeschieden; die Füllung mit Luft vollzieht sich nach Weismann (Nr. 87) zum Theil schon vor dem Ausschlüpfen des Embryos, indem — wie es scheint — aus den Geweben und der Körperflüssigkeit Luft abgeschieden wird.

Die weitere Entwicklung der Tracheenverästelungen erfolgt, soweit diese bisher am Embryo beobachtet ist, stets durch fortschreitende Divertikelbildung. Die so entstandenen Aeste sind demnach intercelluläre Bildungen. Dagegen muss erwähnt werden, dass die feinsten Tracheenverästelungen intracelluläre Canälchen sind. Wenngleich Schäffer (No. 124a, wo auch die Litteratur über diesen Punkt zu finden ist), ganz richtig hervorhebt, dass der Unterschied zwischen beiden Bildungsweisen kein bedeutender ist, indem es sich in beiden Fällen nur um Oberflächenvergrösserung (einer Zellplatte bei der intercellulären Entstehung, einer einzigen Zelle bei der intracellulären Bildung) handelt, so gewinnt dieser Unterschied durch den Vergleich mit den Verhältnissen bei Peripatus ein gewisses Interesse. Die Tracheen von Peripatus bestehen aus zahlreichen feinsten Röhrchen, welche zu einem Büschel vereinigt aus einem kurzen mit dem Stigma verbundenen Trichter entspringen. Wir werden vielleicht die feinen Röhrchen von Peripatus dem intracellulären Theil, den Trichter dagegen dem intercellulären Theil des Tracheensystems der Insecten gleichsetzen dürfen.

In gewissen Entwicklungsstadien ähneln die Tracheen sehr der Anlage der Speicheldrüsen [1]) und der Malpighi'schen Gefässe. Dieser Umstand, sowie eine Betrachtung der Lage- und Zahlenverhältnisse dieser Einstülpungen bei den Hymenopteren, hat die Ansicht (Bütschli No. 11, Grassi No. 32 und z. Th. auch Carrière No. 13) gestützt, dass in den Tracheen und den genannten Drüsen gleichwerthige Organe vorliegen. Doch ergeben sich aus einer Betrachtung der Anatomie von Peripatus Einwände gegen diese Ansicht. Die anscheinend regellose Vertheilung der Tracheen bei Peripatus und der Umstand, dass hier z. Th. auch schon ähnliche Drüsen vorhanden sind, die den genannten Drüsen der Insecten vielleicht homolog sind, lässt die Uebereinstimmung der Lage- und Zahlenverhältnisse als nicht ins Gewicht fallend erscheinen. Vor Allem aber weisen die Tracheen von Peripatus einen Bau auf, der dieselben von den erwähnten Drüsen sehr verschieden erscheinen lässt. Selbst die Ansicht Moseley's, dass die Tracheen umgewandelte Hautdrüsen seien, die auch Palmén für wahrscheinlich hält, bietet manche Schwierigkeit. Abgesehen von dem Umstande, dass wir bei jenen Formen, die den muthmasslichen Tracheatenahnen näher stehen, Hautdrüsen dieser Art nicht kennen, setzt der Uebergang von einem Secretionsorgan in ein luftgefülltes Respirationsorgan einen physiologisch schwer vorstellbaren Functionswechsel voraus. Höchst wahrscheinlich haben wir demnach in der Tracheen-

[1]) Ausserdem kommt im ausführenden Abschnitt mancher Spinndrüsen ein ganz ähnlicher Spiralfaden zur Entwicklung, wie bei den Tracheen. Dass auf dieses Merkmal kein Gewicht zu legen ist, geht schon aus dem Umstande hervor, dass ein ganz ähnlicher Spiralfaden sich z. B. auch im Vas deferens der Cytheriden vorfindet (Kaufmann).

einstülpung eine Bildung sui generis zu erblicken. Es sei hier auf die Verhältnisse der landbewohnenden Isopoden hingewiesen, in deren Kiemenblättern lufthaltige Räume, ja in einem Falle (Tylus) — wie es scheint — den Tracheen durchaus analoge Bildungen zur Entwicklung kommen.

F. Darmcanal und Drüsen des Darms.

Von den drei Abschnitten des Darmcanals: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm, werden **Vorderdarm** und **Enddarm** als Einstülpungen des Ectoderms angelegt, deren blindes Ende gegen den Mitteldarm durchbricht. In den meisten Fällen tritt am Keimstreif die Einstülpung des Vorderdarmes etwas früher auf, als die des Enddarms (vgl. oben pag. 792 und Fig. 487 *C*, *m* auf pag. 789). Die Musculatur dieser Abschnitte wird von dem umgebenden Mesoderm geliefert. An der Vorderdarmeinstülpung tritt frühzeitig eine unpaare, dorsale Einstülpung auf, aus der das Ganglion frontale und der Schlundnerv hervorgehen (vgl. oben pag. 825).

Dass die Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung wirklich ectodermale Bildungen sind, erscheint durch die übereinstimmenden Beobachtungen zahlreicher Untersucher und durch den Vergleich mit den Verhältnissen in anderen Arthropodengruppen ziemlich sichergestellt. Allerdings hat Voeltzkow (No. 85) neuerdings beide Bildungen vom unteren Blatte abgeleitet, und Graber hat sich dieser Auffassung für das Proctodaeum von Musca angeschlossen. Wir müssen diesbezüglich auf das oben (pag. 811) über die Verhältnisse bei Musca Gesagte verweisen.

Der Durchbruch des Vorder- und Enddarmes gegen die Mitteldarmanlage vollzieht sich gewöhnlich schon in ziemlich frühen Embryonalstadien. Nur bei gewissen Larvenformen (viele Hymenopteren z. B. Apis, ferner Myrmeleon) unterbleibt die Herstellung einer Communication zwischen dem Mitteldarm und dem Enddarm, welch letzterer dann ausschliesslich excretorische Function besitzt.

Die Entwicklung des **Mitteldarms** geht von zwei ursprünglich gesonderten Anlagen aus, der vorderen und hinteren Entodermanlage (vgl. oben pag. 809), welche vom ersten Anfange an in innigen Beziehungen zur Einstülpung des Vorder- und Enddarmes stehen. Ursprünglich als einfache Zellansammlung diesen Einstülpungen so dicht angelagert, dass Voeltzkow (Nr. 85, 86), Patten (Nr. 68) und Graber (Nr. 28 u. 30) sie direct durch Wucherung von dem Epithel dieser Einstülpungen herleiten, gewinnen sie bald durch fortschreitende Zellvermehrung an Ausdehnung und nehmen eine U-förmige Gestalt an (pag. 810, Fig. 496 *A*, *en'* u. *en''*). Die Schenkel der U-förmigen Anlage sind an der vorderen Entodermmasse nach hinten, an der hinteren dagegen nach vorne gerichtet. Indem diese Schenkel gegeneinander wachsen, sich erreichen und mit einander verschmelzen, erscheinen zwei paarige Entodermstreifen gebildet, welche unter dem Keimstreifen nach der ganzen Länge desselben hinziehen und am vorderen und hinteren Ende desselben ineinander übergehen. An diesen Stellen stehen sie mit der Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung in inniger Verbindung.

Die paarigen Entodermstreifen gehören den lateralen Parthien des Keimstreifs an. Sie liegen in der Regel dicht unter der Reihe der hinter einander folgenden Cölomsäckchen [vgl. pag. 817, Fig. 500 *F'*, wo die Entodermstreifen (*en*) unter den Cölomsäckchen (*us*) im Querschnitte getroffen erscheinen]. Die dorsale Wand der Ursegmente steht somit

mit den Entodermstreifen in inniger Berührung. An dieser Wand des Ursegmentes macht sich nun eine lebhafte Zellwucherung geltend, und das auf diese Weise producirte Zellmaterial, welches sich von der dorsalen Wand des Ursegmentes abspaltet, bildet die äussere Schicht der Mitteldarmanlage, das splanchnische oder Darmfaserblatt (*spm* in Fig. 500 *F*, *sp* in Fig. 512, pag. 839). Der nach dieser Abspaltung übrig bleibende Rest der dorsalen Wand des Cölomsäckchens steht zur Genitalanlage in Beziehung und liefert die sogenannte Endfadenplatte (vgl. unten pag. 837 ff. und Fig. 512 *ef*). Die Entodermstreifen mit dem ihnen dicht anliegenden splanchnischen Blatte kann man nun als Mitteldarmanlage bezeichnen (pag. 803, Fig. 492 *m* und unten pag. 839 ff., Fig. 512, 513, 514 *sp* + *en*). Dieselbe zeichnet sich in den folgenden Stadien durch ihr beträchtliches laterales Wachsthum aus; sie verbreitet sich dadurch an der Oberfläche des Nahrungsdotters, welchen sie schliesslich vollständig umwächst (pag. 803, Fig. 492 *C*—*F* und pag. 839 und ff. 512, 513, 514). Diese Umwachsung geht in den meisten Fällen in der Weise vor sich, dass zunächst die beiden Mitteldarmstreifen sich im Bereich der ventralen Mittellinie mit einander vereinigen (Fig. 492 *E* u. Fig. 513). Erst später findet ihre Vereinigung an der Dorsalseite statt (Fig. 492 *F* und Fig. 514). Der Nahrungsdotter gelangt hierdurch vollständig in das Innere der Mitteldarmanlage und mit ihm die Reste des Rückenrohres oder Dorsalorgans (Fig. 492 *F*, *s*), wo ein solches vorhanden ist.

Die gegebene Schilderung der Entwicklung des Mitteldarms, welcher zunächst die Verhältnisse von Hydrophilus und Phyllodromia zu Grunde gelegt wurden, scheint für die meisten Insecten directe Anwendung zu finden. In einzelnen Fällen ergeben sich allerdings gewisse Abweichungen, so z. B. bei Musca, bei welcher Form die Cölomsäckchen nicht zu deutlicher Ausbildung gelangen (vgl. pag. 816) und nicht der gesammte Nahrungsdotter in den Mitteldarm aufgenommen wird, sondern (wie auch bei anderen Dipteren) ein Theil desselben in der Leibeshöhle verbleibt, wo er allmählich resorbirt wird (Kowalevsky, Voeltzkow, Graber). Einigermassen abweichende Verhältnisse finden sich auch bei den Hymenopteren (Apis, Chalicodoma; Kowalevsky, Grassi, Carrière), wo das Entoderm ursprünglich eine dorsale Lagerung einnimmt (vgl. pag. 812 ff.) und erst allmählich von dem Keimstreifen überwachsen wird. Hier geht die Umwachsung des Nahrungsdotters durch das Entoderm von der Dorsalseite nach der Ventralseite vor sich.

Die in die Mundhöhle einmündenden Drüsen, **Speicheldrüsen**, welche in mehreren (1—3) Paaren[1]) vorhanden sein können, entstehen als Ectodermeinstülpungen, welche ursprünglich nicht in den Vorderdarm, sondern nach der Körperoberfläche ausmünden. Wir dürfen sie demnach als Hautdrüsen betrachten, deren Mündung in die Mundhöhle einbezogen wurde(?). Bei den Trichopteren und Lepidopteren entwickelt sich ein vorderes Paar dieser Drüsen im vorderen und inneren Winkel der Mandibel-Anlagen (Hatschek Nr. 36, Patten Nr. 65). Ein zweites Paar, welches sich hier ebenso wie bei den Hymenopterenlarven, zu den Spinndrüsen umbildet, gehört dem Segment der zweiten Maxillen an (vgl. pag. 785, Fig. 485 *A*, *sp*). (Carrière rechnet sie allerdings dem ersten Brustsegmente zu). Wenn die zweiten Maxillen zur Bildung

[1]) Nach Schiemenz (No. 125) vertheilen sich die verschiedenen Kopfdrüsen der Biene (Imago) derart auf die drei Kiefersegmente, dass jedem derselben ursprünglich ein Paar zukommt.

der Unterlippe verwachsen, so werden die Mündungsstellen der paarigen Einstülpungen einander genähert, und es kommt zur Ausbildung eines kurzen unpaaren, in die Mundhöhle sich öffnenden Ausführungsganges (Bütschli Nr. 11 u. A.).

Wir würden von vornherein geneigt sein, die Speicheldrüsen der Insecten mit den in die Mundhöhle mündenden Drüsen der Myriopoden zu homologisiren. Dem steht entgegen, dass letztere als umgewandelte Nephridien dem Mesoderm entstammen sollen (vgl. oben pag. 754), während die Speicheldrüsen der Insecten rein ectodermale Bildungen sind. Wir müssen daher die Frage nach der Homologie dieser Organe, ebenso wie ihre Beziehungen zu den ähnlichen Drüsen von Peripatus späteren Untersuchungen anheimstellen.

Die **Malpighi'schen Gefässe** entwickeln sich als paarige Ausstülpungen des Enddarms, die vom ersten Anbeginn an ein Lumen aufweisen. Sie sind demnach Ectodermbildungen. Sie werden meist in der Zahl von zwei oder drei Paaren (Lepidopteren, Phryganiden, Hydrophilus) angelegt. Bei jenen Formen, die später eine grössere Anzahl von Malpighi'schen Gefässen aufweisen, entwickeln sich dieselben als secundäre Divertikel der ursprünglich angelegten Gefässe (Gryllotalpa, Rathke).

Während die Mapighi'schen Gefässe meist erst nach der Ausbildung der Enddarmeinstülpung als Divertikel dieser letzteren angelegt werden, treten sie bei den Hymenopteren (Apis und Chalicodoma) schon vor der Ausbildung der Enddarmausstülpung als Einsenkungen des Ectoderms auf, welche dann zunächst an der Oberfläche des Keimstreifs nach aussen münden. Sie sehen dann Tracheenanlagen einigermaassen ähnlich, was vielleicht die Ursache war, dass man sie mit solchen homologisirt hat, eine Auffassung, welche wir nicht theilen, und der sich auch Carrière (No. 13) nicht angeschlossen hat. Erst später rücken sie mit der sich entwickelnden Enddarmeinstülpung in das Innere des Embryo's.

G. Rückengefäss.

Als erste Anlage des Rückengefässes oder Herzens der Insecten erkennen wir einen rechts und links verlaufenden Längsstrang von Zellen (Cardioblasten), welcher die Mesodermschicht des Keimstreifs lateralwärts begrenzt (pag. 839, Fig. 512 *h*; Fig. 513 *h*). Bei der fortschreitenden Umwachsung des Dotters durch den Keimstreif rückt diese Anlage immer mehr gegen die Dorsalseite vor. Sie steht mit der Wand der Ursegmente in directer Verbindung (vgl. Fig. 512 und 513) und bezeichnet jene Umschlagsstelle, an welcher die dorsale Wand des Cölomsäckchens in die laterale Wand übergeht. Nach Korotneff (Nr. 47), welchem wir die ersten genaueren Angaben über die Entwicklung des Herzens der Insecten verdanken, sollen die Cardioblasten direct durch Auswanderung aus der Wand der Ursegmente hervorgehen.

Bei Gryllotalpa, auf welche Form sich die Schilderung Korotneff's bezieht, liegen nach mancher Hinsicht eigenartige Verhältnisse vor. Die Bildung des Dorsalorgans wird hier, wie wir dies oben (pag. 802 ff.) geschildert haben, durch das Einreissen der Embryonalhüllen eingeleitet. Die Serosa zieht sich zur Bildung einer verdickten Platte (Fig. 509 *A*, *rp*) zusammen und ihr hängen die schon sehr rückgebildeten Amnionfalten seitlich an (*am*), welche sich von den Rändern des Keimstreifs (**x*—**y*)

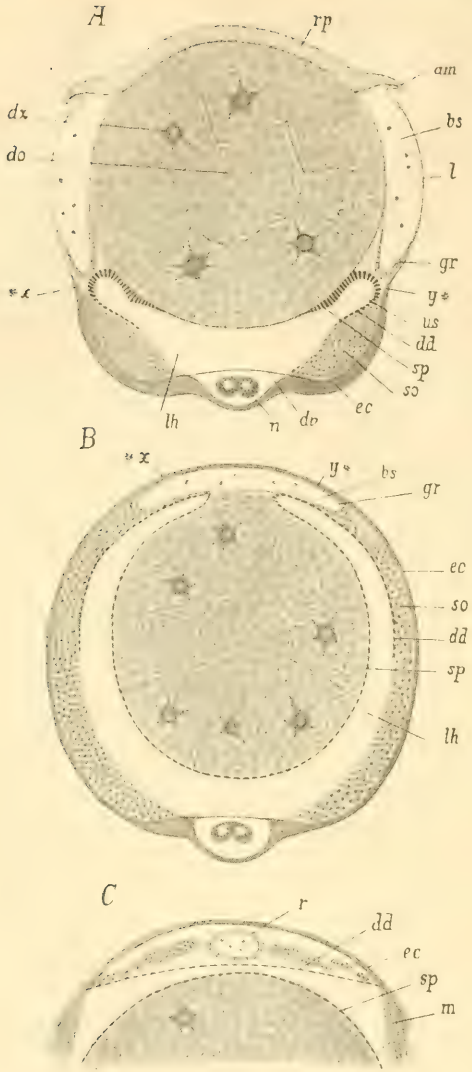


Fig. 509. Schematische Querschnitte durch drei aufeinander folgende Stadien von Gryllotalpa, zur Darstellung der Bildung des Rückengefässes (nach Korotneff). (Die Anlage des Darmdrüsenblattes ist in diesen Schemen vernachlässigt.)

A jüngstes Stadium. Der Keimstreif erstreckt sich von $*x$—$y*$. Die Embryonalhüllen sind zerrissen und auf dem Rücken zusammengezogen, *am* Rissrand, *rp* Rückenplatte (Serosa), *l* mit dem Ectoderm des Keimstreifs in Verbindung stehende Lamelle (umgeschlagenes Amnion). *B* zweites Stadium. Der Keimstreif hat den Nahrungsdotter nahezu vollständig umwachsen. Das Rückenorgan ist resorbirt. *C* drittes Stadium, dorsaler Abschnitt. Die Herzbildung ist zum Abschluss gekommen. *am* Rudiment der Amnionfalte, *bs* Blutsinus, *dd* Anlage des Rückendiaphragmas, *dv* Bauchdiaphragma, *do* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *gr* Gefässrinne (Herzanlage), *l* Lamelle des zurückgeschlagenen Amnions, *lh* definitive Leibeshöhle, *m* Transversalmuskel, *n* Bauchmark, *r* Herz, *rp* Rückenplatte, *sp* splanchnisches, *so* somatisches Blatt des Mesoderms, *us* Ursegmenthöhle, $*x, y*$ laterale Endpunkte des Keimstreifs.

weit nach der Dorsalseite entfernt haben (man vergleiche hiermit die Figur 492 *C* auf pag. 803, welche einem ähnlichen Stadium entspricht). Der Abstand zwischen dem Rudiment der Amnionfalte und dem Seitenrande des Keimstreifs ($*x$, $y*$) ist von einer Epithellamelle (*l*) eingenommen, in welcher wir das frühere Amnion wiedererkennen. Diese Lamelle liegt dem Nahrungsdotter nicht dicht an, sondern ist von demselben durch eine geräumige Blutlacune (*bs*) getrennt, in welcher sich zahlreiche, vom Mesoderm des Keimstreifs eingewanderte Blutkörperchen erkennen lassen. Die Cardioblasten, welche der Wand des Ursegmentes (*us*) entstammen, haben sich jederseits zur Bildung einer Rinne (*gr*) angeordnet, welche den erwähnten Blutsinus von unten umfasst.

Bei der fortschreitenden Umwachsung des Dotters durch den Keimstreif fliessen nach erfolgter Einstülpung und Rückbildung der Rückenplatte die beiden Blutlacunen an der Dorsalseite zu einer einzigen zusammen (Fig. 509 *B*, *bs*). Diese stellt nun die Anlage des Herzlumens dar. Indem die beiden Gefässrinnen (*gr*) sich bis zur Berührung nähern und mit einander verwachsen, erscheint die Wand des Herzens gebildet

(Fig. 509 *C*, *v* und pag. 840, Fig. 514 *h*). Die venösen Ostien entstehen nach Bütschli (Nr. 11) durch paarige Einstülpungen der Seitenwände, in deren Grunde sich eine Spalte ausbildet.

Die Anlage des Herzens steht — wie wir gesehen haben — mit den Ursegmenten in inniger Verbindung. Aus der lateralen Wand derselben geht nach Abgabe der Elemente des somatischen Mesoderms eine Epithelplatte hervor, welche die erste Anlage des Pericardialseptums oder dorsalen Diaphragmas darstellt (Fig. 509 *A—C*, *dd*, ferner pag. 839 ff., Fig. 512, 513, 514 *ps*). Sobald die beiden Hälften der Herzanlage in der dorsalen Mittellinie sich mit einander vereinigt haben, treten auch die beiden Hälften des Pericardialseptums mit einander in Verbindung und begrenzen den gegen die übrige Leibeshöhle geschlossenen Pericardialraum (Fig. 514 *ps*). Eine Zeit lang bleibt das Pericardialseptum in Verbindung mit der Herzwand. Später jedoch trennt es sich von derselben ab (Fig. 509 *C*, *dd*). Von den Beziehungen, in welchen die Herzanlage und das Pericardialseptum zur Endfadenplatte der Genitalanlage stehen, werden wir unten (pag. 837 ff.) zu sprechen haben.

Die Angaben, welche von anderen Autoren über die Entwicklung des Herzens der Insecten gemacht worden sind (Grassi, Patten, Tichomiroff, Ayers, Heider, Carrière, Heymons u. A.) lassen sich leicht auf den für Gryllotalpa geschilderten Typus zurückführen. Der Unterschied der Bildungsweise besteht meist nur darin, dass die erwähnten beiden grossen Blutlacunen fehlen oder nur in geringer Ausdehnung vorhanden sind. In Folge dessen ist die Anlage des Herzlumens in den ersteren Stadien von geringerer Ausdehnung und oft kaum zu erkennen.

Bei Gryllotalpa und Oecanthus (Ayers) kommt zunächst der hintere Abschnitt des Herzens zur Entwicklung. Die Ausbildung des Herzens rückt hier von hinten nach vorne vor. Es ist dies ein ungewöhnliches Verhalten, welches darin seinen Grund findet, dass der Verschluss des Rückens durch die in den vorderen Körperparthien angesammelten Dottermengen verzögert ist.

Die Blutkörperchen werden von Korotneff auf Zellen der somatischen Mesodermschicht zurückgeführt, welche den Zusammenhang mit den übrigen Parthien des Mesoderms aufgeben und in die Leibeshöhle gerathen. Nach eigenen Untersuchungen sind wir geneigt, dieser Angabe zuzustimmen. Dagegen haben andere Autoren (Dohrn und neuerdings noch Will, Nr. 97) die Blutkörperchen auf Dotterzellen zurückgeführt. Ja, Ayers (Nr. 1) nimmt für die Bildung derselben sogar die durch Auflösung der Rückenplatte frei gewordenen Zellen in Anspruch. Es sei hier darauf hingewiesen, dass neuerdings C. Schäffer (Nr. 124 *a*) gewisse mit dem Fettkörper zusammenhängende Zellcomplexe bei Raupen als Blutbildungsherde angesprochen hat (vgl. pag. 863).

H. Muskulatur, Bindegewebe, Fettkörper.

Die Muskelgruppen des Körpers, sowie das Bindegewebe gehen durch histologische Differenzirung aus der somatischen Schicht des Mesoderms (Fig. 509, *so*) hervor. Den gleichen Ursprung besitzt auch der Fettkörper. Nach eigenen Untersuchungen müssen wir den Angaben Kowalevsky's und Grassi's, denen sich neuerdings auch Carrière (Nr. 13) anschliesst, beistimmen, wonach der Fettkörper dem Mesoderm entstammt.

Bei Hydrophilus geht ein dorsales, über dem Darm verlaufendes Fettkörperband durch directe Umwandlung der Wand der Cölomsäckchen hervor. Aber auch für die übrigen Theile des Fettkörpers, beispielsweise für die das Tracheensystem begleitenden Fettkörperlappen lässt sich der mesodermale Ursprung unzweifelhaft nachweisen. Damit stimmen auch die Beobachtungen von Heymons (Nr. 43) an Phyllodromia überein. Hier erfahren schon frühzeitig gewisse Zellen in der Wand der Cölomsäckchen eine Umbildung, wodurch sie sich als Anlagen des späteren Fettkörpergewebes zu erkennen geben (pag. 838, Fig. 511 *B* und *C*, *f*).

Die Angaben der verschiedenen Autoren über den Ursprung des Fettkörpers gehen zur Zeit noch weit auseinander. Während Dohrn, Tichomiroff (No. 79) und neuerdings Will (No. 97) den Fettkörper von den Dotterzellen herleiten, haben Andere für dieses Gewebe ectodermalen Ursprung in Anspruch genommen. Nach dieser Richtung ist Korotneff (No. 47) zu erwähnen, ferner Schäffer (No. 124 a), welcher in Bestätigung älterer Angaben Weismann's den Fettkörper von Musca auf Wucherungen der Tracheenmatrix und zum Theil der Hypodermis zurückführt. Neuerdings hat auch Graber (No. 31) für Hydrophilus und Stenobothrus den ectodermalen Ursprung des Fettkörpers behauptet. Für Hydrophilus können wir dieser Angabe nicht beistimmen.

I. Genitalorgane.

Ueber die Entwicklung der Genitalorgane bei den Insecten liegen bereits zahlreiche, zerstreute Mittheilungen vor. Man vergleiche hinsichtlich der Litteratur dieses Capitels die Zusammenstellungen von Balbiani (Nr. 3), Witlaczil (Nr. 98) und vor Allem von Heymons (Nr. 43). Wenn wir von den für die Aphiden und Dipteren (bei denen, wie wir sehen werden, eigenartige Verhältnisse für die Entwicklung der Genitalanlage vorliegen) gemachten Mittheilungen absehen, so boten im Allgemeinen die zahlreichen, vielfach fragmentarischen Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsorgane ein wenig befriedigendes Bild. Nur so viel schien [hauptsächlich aus den Angaben von Grassi (Nr. 32), Heider (Nr. 38) und Wheeler (Nr. 95)] hervorzugehen, dass die Anlage der Geschlechtsdrüse dem Mesoderm zugehöre und von der Wand der Cölomsäckchen aus entwickelt werde. Für die Entwicklung der Geschlechtsausführungsgänge sind vor Allem die Beobachtungen von Nusbaum (Nr. 61) und Palmén (Nr. 162) von Wichtigkeit geworden. Neuerdings sind über die Entwicklung der Genitalorgane von Phyllodromia germanica von Heymons (Nr. 43) Mittheilungen gemacht worden, welche wir als die eingehendsten unserer Schilderung zu Grunde legen[1]).

Bei Phyllodromia lassen sich bereits in frühen Stadien der embryonalen Entwicklung gesonderte Genitalzellen durch ihren histologisch differenten Charakter von den übrigen Mesodermzellen unterscheiden. Die Genitalzellen sind grösser und zeigen einen sich schwach färbenden Kern mit deutlichem Nucleolus. Diese Genitalzellen, welche sich durch Umwandlung aus gewöhnlichen embryonalen Mesodermzellen herausgebildet haben, liegen ursprünglich in der Mesodermschicht oder

[1]) Die folgende Darstellung, sowie die Abbildungen sind der ausführlichen, demnächst in der Zeitschr. f. Wiss. Zool. zur Veröffentlichung kommenden Abhandlung entnommen (welche uns der Verfasser freundlichst zur Verfügung stellte).

an der gegen den Nahrungsdotter gewendeten Oberfläche dieser Schicht und zwar an den Segmentgrenzen. Nach vollendeter Ausbildung der Cölomsäcke (Fig. 510 *gz*) finden wir sie in den Dissepimenten, welche die aufeinander folgenden Cölomsäcke von einander trennen. Hier werden auch beständig durch Umwandlung von Mesodermzellen neue Genitalzellen gebildet. Die Entwicklung von Genitalzellen findet in dem zweiten bis siebenten Abdominalsegment statt.

Später rücken die Genitalzellen in das Innere der Cölomsäcke, um sich jedoch bald an die dorsale Wand derselben zu begeben (Fig. 511 *A*, *gz*) und zwischen die Zellen dieser Wand einzutreten. Die Cölomsäcke (*c*) zeigen am Querschnitte in diesen Stadien einen ungefähr dreieckigen Umriss, so dass wir eine dorsale (*dw*), eine laterale (*lw*) und eine mediale (*mw*) Wand unterscheiden können. Die dorsale Wand liegt der Dotteroberfläche an und liefert später durch Abspaltung das splanchnische Mesoderm (Fig. 512 *sp*), während aus ihrem Rest die Endfadenplatte (*ef*) hervorgeht. Die laterale Wand, welche dem Ectoderm des Keimstreifs zugekehrt ist, betheiligt sich stark an der Bildung der somatischen Schicht (Fig. 511 *C*, *so*) des Mesoderms. Aus einem zurückbleibenden Reste geht das Pericardialseptum (Fig. 512 *ps*) hervor.

Wenn die Genitalzellen in die dorsale Wand der Ursegmente eingetreten sind, sind sie bereits so zahlreich, dass sie eine von vorne nach hinten verlaufende continuirliche Reihe darstellen. Die Genitalanlage besteht dann aus einem jederseits in der dorsalen Wand der Ursegmente gelegenen Zellstrang, welcher sich vom zweiten bis in das siebente Abdominalsegment fortsetzt. An der Bildung dieses Zellstranges sind jedoch nicht die Genitalzellen allein betheiligt, sondern es kommen noch unveränderte Mesodermzellen (Fig. 511 *B*,

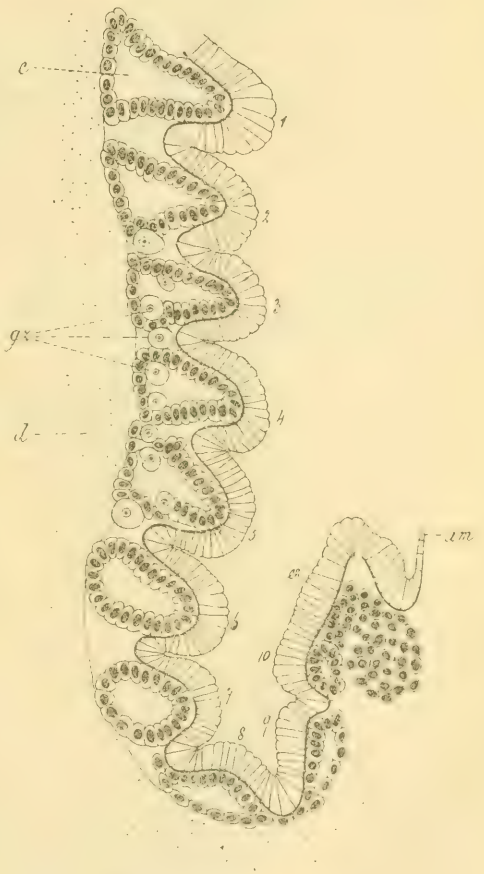


Fig. 510. Sagittaler Längsschnitt durch den Abdominaltheil eines Keimstreifs von Phyllodromia germanica nach Beendigung der Ursegmentbildung (nach Heymons).

1—7 erstes bis siebentes Abdominalsegment, vom achten Abdominalsegment (*8*) bis zum Endsegment (*es*) erstreckt sich die ventralwärts eingeschlagene Parthie des Keimstreifs, *am* Amnion, *c* Cölomsäckchen, *d* Nahrungsdotter, *es* Endsegment, *gz* Genitalzellen, zum Theil in den Dissepimenten, zum Theil in der Wand oder in der Höhle der Ursegmente liegend.

C) hinzu, welche der dorsalen Wand des Cölomsackes entstammen und sich an die Genitalzellen dicht anlegen. Von diesen letzteren streben einzelne die Genitalzellen zu umhüllen. Wir bezeichnen sie als Epithelzellen der Genitalanlage (*ep*), während andere einen medialwärts

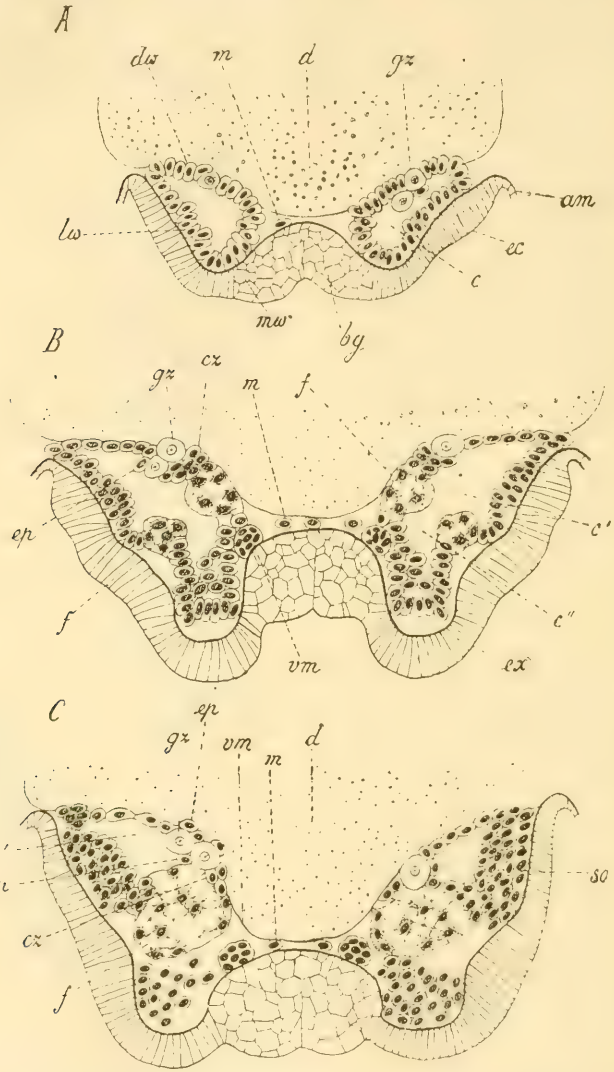


Fig. 511. Querschnitt durch den Abdominaltheil dreier aufeinander folgender Entwicklungsstadien von Phyllodromia germanica (nach Heymons).

am Amnion, *bg* Anlage der Bauchganglienkette, *c* Cölomhöhle, *c'* dorsaler und *c''* ventraler Abschnitt des Cölomsackes, *cz* Zellen der Ursegmentwand, welche sich der Ventralseite der Genitalanlage anfügen, *d* Nahrungsdotter, *dw* Dorsalwand des Cölomsäckchens, *ec* Ectoderm, *ep* Epithelzellen, *ex* abdominale Extremitätenanlage, *f* Fettkörperanlage, *gz* Genitalzellen, *lw* Lateralwand des Cölomsäckchens, *m* Mesodermzellen, welche sich an der Bildung der Cölomsäcke nicht betheiligen, *mw* Medialwand des Cölomsäckchens, *so* somatische Mesodermschicht, *vm* ventraler Längsmuskel.

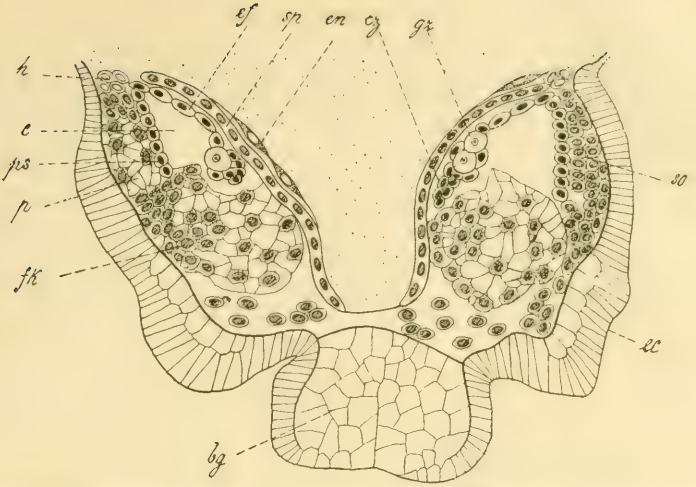


Fig. 512. Querschnitt durch den Abdominaltheil eines etwas älteren Keimstreifs von Phyllodromia germanica (nach Heymons).

bg Anlage der Bauchganglienkette, *c* Rest der Cölomhöhle, *cz* Anlage des Genitalausführungsganges, *ec* Ectoderm, *ef* Endfadenplatte, *en* Entoderm, *fk* Fettkörpergewebe, *gz* Genitalzellen, *h* Herzanlage, *p* Anlage der Pericardialhöhle, *ps* Anlage des Pericardialseptums, *so* somatische Mesodermschicht, *sp* splanchnische Mesodermschicht.

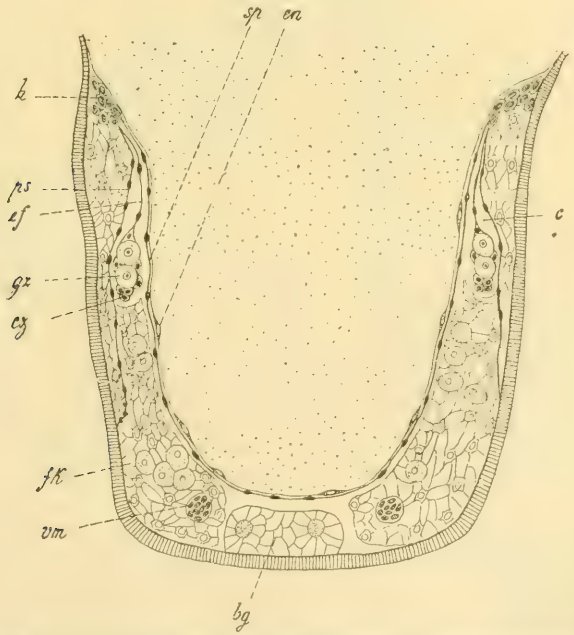


Fig. 513. Querschnitt durch den Abdominaltheil eines älteren Keimstreifs von Phyllodromia germanica, im Stadium der beginnenden Umwachsung des Dotters (nach Heymons).

bg Bauchganglienkette, *c* Rest der Cölomhöhle, *cz* Anlage des Genitalausführungsganges, *ef* Endfadenplatte, *en* Entoderm, *fk* Fettkörpergewebe, *gz* Genitalzellen, *h* Herzanlage, *ps* Pericardialseptum, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vm* ventraler Längsmuskel.

und ventralwärts von den Genitalzellen gelegenen Zellstrang (*cz*) zusammensetzen.

Aus den Genitalzellen gehen beim Weibchen bloss die Eizellen (und die Nährzellen bei jenen Formen, welchen solche zukommen) hervor. Das Follikelepithel der Eiröhren dagegen, sowie eine entsprechende Zelllage der Endkammer wird von den Epithelzellen geliefert. Phyllodromia, auf welche sich diese Darstellung bezieht, und die Orthopteren im Allgemeinen, weisen in dieser Beziehung ziemlich einfache Verhältnisse auf, da das Keim- oder Endfach des Ovariums bei ihnen nur aus verhältnissmässig wenigen Zellen zusammengesetzt ist. Bei den meisten anderen Insecten und zumal denen, welche grosse Mengen von Nährzellen im Ovarium besitzen, ist das Keimfach ausserordentlich umfangreich. Es ist besonders hier von einer Entstehung der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums aus indifferenten Zellen gesprochen worden (Korschelt Nr. 155, Wielowiejski u. A.), und es wäre von Interesse, zu erfahren, wie diese abgeleiteten Verhältnisse sich zu den einfacheren der Orthopteren verhalten.

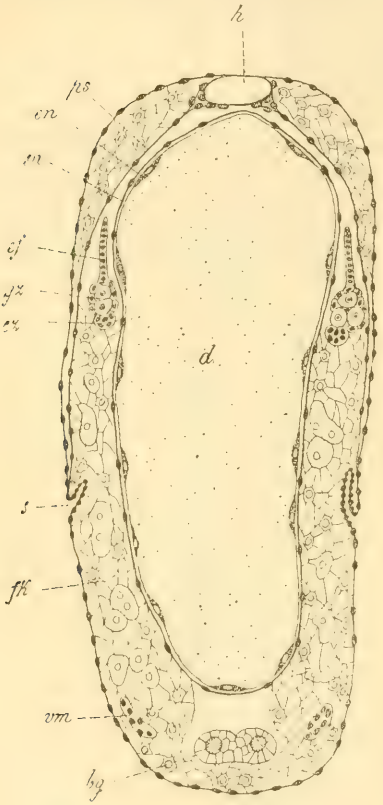


Fig. 514. Querschnitt durch den Abdominaltheil eines Embryos von Phyllodromia germanica, nach vollendeter Umwachsung des Dotters und Verschluss des Rückens.

bg Bauchganglienkette, *cz* Anlage des Genitalausführungsganges, *d* Nahrungsdotter, *ef* Endfadenplatte, *en* Entoderm, *fk* Fettkörpergewebe, *gz* Genitalzellen, *h* Herz, *ps* Pericardialseptum, *s* Tracheenstigma, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vm* ventraler Längsmuskel.

Der ventrale Zellstrang (*cz*) bildet sich in den proximalen Theil des Oviducts um, welcher kelchförmig erweitert die einzelnen Eiröhren in sich aufnimmt. Ueber die Umwandlungen, welche im männlichen Geschlechte stattfinden, werden wir später sprechen.

Die Cölomsäckchen werden im weiteren Verlaufe der Entwicklung durch die Rückbildung ihres in die Extremitäten reichenden Antheils (vgl. oben pag. 816) durch die Entwicklung des Fettkörpers (Fig. 511 *f*, 512 *fk*) und durch die Abspaltung der somatischen (Fig. 512 *so*) sowie der splanchnischen (*sp*) Mesodermschichte erheblich eingeengt. Es bleibt von ihnen schliesslich nur mehr ein ziemlich kleiner Antheil (*c*) übrig, welcher lateralwärts von der Anlage des Pericardialseptums (*ps*), nach innen dagegen von der Endfadenplatte (*ef*) begrenzt ist. Jener dorsal gelegene Punkt, an welchem diese beiden Lamellen in einander übergehen, scheint mit den Zellen der Herzanlage (*h*) in inniger Verbindung zu stehen. Die strangförmige Genitalanlage erscheint nun an der Endfadenplatte wie an einem Mesenterium aufgehangen (Fig. 512 *gz*).

Bei der durch Umwachsung des Nahrungsdotters (Fig. 513, 514) von Seiten des Keimstreifs erfolgenden Rückenbildung gelangt die paarige Herzanlage immer mehr in die Nähe der dorsalen Medianlinie, und ihr folgt hierbei die mit ihr durch die Endfadenplatte verbundene Genitalanlage. Es gelangt hierdurch die Genitalanlage an die Dorsalseite des sich entwickelnden Mitteldarms (Fig. 514 *gz*).

Die Endfadenplatte (*ef*) stellt ursprünglich eine einfache Epithelplatte dar. Bald jedoch erfolgt eine Umordnung ihrer Zellen, wodurch dieselben in Verticalreihen geordnet erscheinen, von denen je eine einer sich entwickelnden Ovarialröhre entspricht. Es wird auf diese Weise die Endfadenplatte in die einzelnen Endfäden der Ovarialröhren (Fig. 515 *ef*) zertrennt. An dieser Zertheilung nimmt jedoch der oberste dorsale Rand

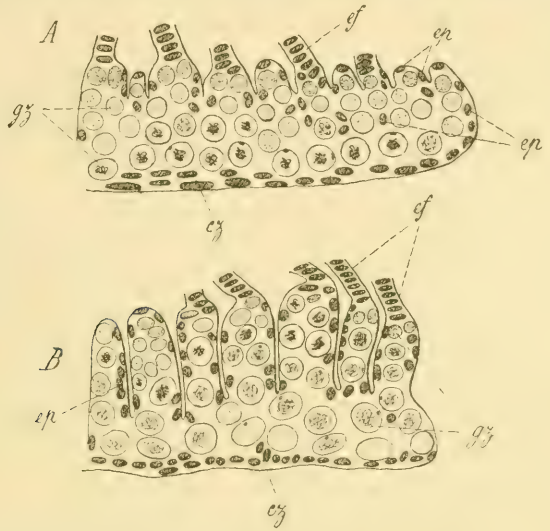


Fig. 515. Längsschnitte durch die weibliche Genitalanlage von Phyllodromia germanica (nach Heymons).

A mit beginnender, *B* mit weiter fortgeschrittener Ausbildung der Ovarialröhren.

cz Anlage des Genitalausführungsganges, *ef* Endfäden, *ep* Kerne der Epithelzellen, *gz* Genitalzellen.

der Endfadenplatte keinen Antheil. Aus ihm geht ein später sich nach vorne fortsetzender Strang hervor, welcher den gemeinsamen Endfaden sämmtlicher Ovarialröhren, den sog. Müller'schen Faden, darstellt. Letzterer ist ursprünglich mit dem Pericardialseptum verbunden, scheint jedoch in späteren Stadien mit demselben in keiner innigeren Verbindung mehr zu stehen.

Die Ausbildung der einzelnen Ovarialröhren, welche bei Phyllodromia in der Zahl von ungefähr 20 zur Entwicklung kommen, vollzieht sich durch eine von der Dorsalseite gegen die Ventralseite der Ovarialanlage fortschreitende Einkerbung (Fig. 515). Gleichzeitig ordnen sich die Epithelzellen (*ep*), welche ursprünglich zum Theil zwischen den Genitalzellen gelegen waren, zur Bildung eines an der Oberfläche der Ovarialröhren gelegenen Epithels an, welches bald an seiner Aussenseite eine structurlose, cuticulare Tunica propria zur Ausbildung bringt. Die äussere, peritoneale Hülle der Ovarien wird von Zellen des umgebenden Fettkörpergewebes gebildet.

Die Genitalanlage reichte ursprünglich — wie wir oben erwähnt haben — von dem zweiten bis in das siebente Abdominalsegment. In letzterem sind jedoch die Genitalzellen vom ersten Anfange an nur spärlich vorhanden und verschwinden später vollständig, so dass hier der Genitalstrang nur aus Epithelzellen zusammengesetzt erscheint. Dieser Theil ist die Anlage des eigentlichen Oviductes und stellt eine directe Fortsetzung des obenerwähnten ventralwärts von den Genitalzellen gelegenen Zellstranges (*cz*) dar, aus welchem, wie wir gesehen haben, der proximale, kelchförmig erweiterte Abschnitt des Oviductes gebildet wird. Der hintere Abschnitt des Oviductes biegt nach der Ventralseite um, um an der Grenze des siebenten und achten Abdominalsegmentes eine Verbindung mit der Hypodermis einzugehen. Die Anlage des Oviductes stellt ursprünglich einen soliden Zellstrang dar. Erst später wird in demselben durch Auseinanderweichen der Zellen ein Lumen gebildet.

In späteren Stadien macht sich eine beträchtliche Verkürzung der Genitalanlage geltend, so dass sie sich dann auf eine geringere Zahl von Abdominalsegmenten beschränkt, als anfangs. Gleichzeitig gehen die einzelnen Ovarialröhren aus ihrer ursprünglichen verticalen Lage in eine mehr horizontale über.

Der paarige Ansatz der Oviduct-Anlage an die Hypodermis der Intersegmentalfurche zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegment erinnert an die Verhältnisse, wie sie Palmén an gewissen Ephemeriden vorfand, bei denen zeitlebens die paarige Ausmündung der Geschlechtsausführungsgänge erhalten bleibt. Es ist dieses das für die Insecten ursprüngliche Verhältniss. Bei dem Weibchen von Phyllodromia entwickelt sich erst während des Larvenlebens ein unpaarer, aus einer Ectodermeinstülpung hervorgehender Endabschnitt der Geschlechtswege, indem es zur Ausbildung jener Genitaltasche kommt, in welcher der Eicocon aufgenommen wird. Diese Genitaltasche bildet sich, wie bereits Haase nachwies, dadurch, dass die chitinösen Bauchplatten des achten und neunten Abdominalsegmentes durch Einstülpung in das Innere des Körpers aufgenommen werden.

Wir müssen hinsichtlich der Entwicklung der Geschlechtsausführungsgänge bei den Insecten der Resultate gedenken, zu denen Nusbaum (Nr. 61) und Palmén (Nr. 162) durch ihre Untersuchungen geführt wurden, und welche mit den hier nach Heymons für Phyllodromia erwähnten in voller Uebereinstimmung stehen.

Die Entwicklung der Ausführungsgänge wurde von Nusbaum an Pediculinen und Periplaneta untersucht. Er fand, dass nur die Vasa deferentia, respective die Oviducte, aus den hinteren Strängen des Sexualdrüsenkeims, also aus Mesodermgebilden hervorgehen, während die übrigen Theile des ausführenden Apparates (Uterus, Vagina, Receptaculum seminis, Ductus ejaculatorius, Penis und sämmtliche Anhangsdrüsen) sich aus dem Hautepithel entwickeln und demnach ectodermalen Ursprungs sind. Und zwar entwickeln sich die unpaaren Theile (Uterus, Penis, Receptaculum seminis, unpaare Drüsen) aus paarigen Anlagen (Wucherungen der Hypodermis). Die hinteren Stränge des Sexualdrüsenkeims legen sich an die erwähnten Hypodermiswucherungen an und verwachsen mit denselben. Durch eine mediane Verwachsung der paarigen Hypodermiswucherungen entsteht die Anlage der unpaaren Organe. Diese Beobachtungen stehen mit den Resultaten, zu denen Palmén durch vergleichend anatomische Untersuchungen geführt wurde, in vollkommener

Uebereinstimmung. Palmén fand den ursprünglichsten Typus der Ausführungsgänge bei Heptagenia (Ephemeriden) repräsentirt, bei welcher Form ein unpaarer Abschnitt der Ausführungsgänge vollkommen fehlt. Die Oviducte münden getrennt in der Falte zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegmente, während die Vasa deferentia an einem paarigen Penis am Hinterrande des neunten Sternits ausmünden. Aus dieser paarigen Anlage entwickelt sich in einzelnen Fällen (Forficuliden-Männchen, Meinert) ein unpaarer Endabschnitt durch Defectbildung, indem nach Durchbruch einer Queranastomose der Endabschnitt der einen Seite atrophirt. In anderen (den meisten) Fällen jedoch ist der unpaare Endabschnitt als eine secundär hinzugekommene integumentale Einstülpung aufzufassen. Doch fehlt bislang die Durchführung dieser Untersuchungen für sämmtliche Insectengruppen.

Wir werden jedoch vielleicht aus der Uebereinstimmung, welche sich hinsichtlich der Lage der Geschlechtsöffnung bei Phyllodromia (nach Heymons) mit den Verhältnissen der Ephemeriden, denen nach Palmén auch die Perliden nahe stehen, ergiebt, zu dem Schlusse berechtigt sein, dass für die gesammte Insectengruppe eine Ausmündung an der Grenze des siebenten und achten Abdominalsegmentes dem ursprünglichen Verhalten entspricht, und dass nur durch secundäre Verschiebungen eine Verlagerung der Ausmündungsstelle nach hinten (bei vielen Formen) zustande gekommen ist. Bei dieser Annahme müssten wir allerdings schon für die Thysanuren, bei denen die Geschlechtsöffnung unpaar ist und an der Grenze zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment, resp. im Bereiche des letzteren sich findet, secundär abgeänderte Verhältnisse annehmen (vgl. dagegen Haase, Nr. 153).

Die äusseren Geschlechtsanhänge entstehen bei den meisten Orthopteren (wie Dewitz für die Laubheuschrecken nachgewiesen hat) aus zwei Paaren von zapfenartigen Hervorragungen, welche dem achten und neunten Abdominalsegmente angehören, und von denen das hintere Paar sehr bald ein Doppelpaar von Zapfen darstellt. Es entstehen auf diese Weise die sechs Theile der Legeröhre des Weibchens, denen beim Männchen ähnliche kürzere Vorragungen entsprechen. Unter den gleichen Gesichtspunkt fallen die Legebohrer der weiblichen Schlupf- und Gallwespen, sowie der Giftstachel der Biene (Kraepelin, Dewitz, Nr. 103). Da die ersten Anlagen dieser paarigen Anhänge den Imaginalscheiben der Dipterenlarven ungemein ähnlich sind, hat man sie vielfach als abdominale Gliedmaassenpaare in Anspruch genommen (vgl. oben pag. 797 ff.). Dagegen ist die Legeröhre vieler Fliegen und mancher Käfer, sowie der Penis der Käfermännchen auf die fernrohrartig eingestülpten hintersten Abdominalsegmente zurückzuführen.

Die Entwicklung der männlichen Keimdrüse geht bei Phyllodromia Anfangs ganz in der gleichen Weise vor sich, wie wir dies oben für die weibliche Anlage geschildert haben. Erst in späteren embryonalen Stadien werden die sexuellen Differenzen erkennbar. Wir bemerken dann, dass bei dem Männchen sich vier Anhäufungen von Genitalzellen mit Epithelzellen umgeben. Diese Anhäufungen, welche die Anlage der vier Hodenfollikel von Phyllodromia darstellen, stehen in inniger Verbindung mit der Anlage des Geschlechtsausführungsganges (Vas deferens) und rücken in späteren Stadien im Zusammenhang mit letzterer von der ursprünglichen Genitalanlage etwas ab und nach hinten. Es bleibt dann an der Endfadenplatte ein Rest der Genitalanlage, welcher nach Heymons den weiblichen Antheil der ursprünglich hermaphroditischen

Genitalanlage darstellt und in einzelnen Fällen sogar rudimentäre Eiröhren und Eier zur Entwicklung bringen kann. Das aus diesem Rest der Genitalanlage hervorgehende rudimentäre Organ ist noch im ausgebildeten Männchen von Phyllodromia nachzuweisen.

Beim Weibchen geht aus dem ursprünglich angelegten Ausführungsgange direct der Oviduct hervor. Beim Männchen dagegen wandelt er sich nicht in seiner ganzen Länge in das Vas deferens um, sondern sein distaler Endabschnitt wird rückgebildet und durch einen neugebildeten Endtheil des Vas deferens ersetzt, welcher sich sodann mit dem ectodermalen Ductus ejaculatorius verbindet.

Heymons schliesst aus den angeführten Thatsachen, dass für die Vorfahren der Insecten der Hermaphroditismus das ursprüngliche Verhalten dargestellt habe. Immerhin wird durch das Vorhandensein einer hermaphroditischen Anlage im Embryo das häufige Auftreten von Zwitterbildungen bei den Insecten erklärlich.

Ueberblicken wir die Entstehung der Geschlechtsorgane, wie sie sich nach der für Phyllodromia gegebenen Schilderung[1]) darstellt, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass in der Herleitung der Genitalzellen von Epithelzellen der Cölomsäcke directe Anklänge an die Anneliden erhalten sind. In der späteren Entwicklung der paarigen Genitaldrüse und eines mit derselben in directer Verbindung stehenden Ausführungsganges ist eine gewisse Uebereinstimmung mit den Verhältnissen von Peripatus zu bemerken (vgl. oben pag. 716 ff.). Vor Allem stimmt die dorsale Lagerung der Genitaldrüse in beiden Gruppen überein. Dagegen verdient hervorgehoben zu werden, dass die Genitaldrüse von Peripatus nach Sedgwick durch directe Verschmelzung der hinter einander folgenden Cölomsäckchen zu Stande kommt (und ähnliche Gesichtspunkte sind von Heathcote für die Myriopoden geltend gemacht worden, vgl. pag. 755), dass demnach bei Peripatus die Genitalhöhle aus den Cölomhöhlen hervorgeht. Bei den Insecten dagegen liegt die Genitalanlage zwar in der Wand der Cölomsäcke, aber die Genitalhöhle (Lumen des Oviductes) entsteht hier gesondert von den Cölomsäcken, während die Cölomhöhlen schliesslich zu einem kleinen Theil der definitiven Leibeshöhle werden. Wir werden nach dieser Richtung die Verhältnisse von Peripatus und den Myriopoden als ursprünglichere, direct an die der Anneliden sich anschliessende, die Verhältnisse der Insecten dagegen als abgeleitete zu betrachten haben.

Wenn wir die Geschlechtsausführungsgänge der Insecten denen von Peripatus homolog setzen dürfen, so müssten wir sie auf ein umgewandeltes Paar von Nephridien zurückführen. Hiermit würde die Entstehung derselben aus dem Mesoderm bei den Insecten in Uebereinstimmung stehen; im Uebrigen haben sich jedoch an der Entwicklung der Geschlechtsausführungsgänge der Insecten keine Merkmale erhalten, welche in einem der genannten Auffassung günstigen Sinne gedeutet werden könnten. Wir müssen hier secundär eingetretene Veränderungen der Entwicklungsweise annehmen.

Eine besondere Erwähnung verdient die von Heymons hervorgehobene Thatsache, dass in der Genitalanlage von Phyllodromia sich Genitalzellen und Epithelzellen vom ersten Anfange gesondert unterscheiden lassen. Diese

[1]) Dass diese Schilderung nicht bloss für Phyllodromia zutrifft, sondern annäherungsweise auch eine weitere, vielleicht für die Insecten allgemeine Giltigkeit beansprucht, scheint aus den übereinstimmenden, wenn auch fragmentarischen Mittheilungen von Heider und Wheeler für Coleopteren hervorzugehen.

Angabe steht der bisher allgemein angenommenen Ansicht, dass die Follikelzellen und Eizellen nur durch später eintretende Differenzirung aus ein und derselben Zellsorte hervorgehen, ungünstig gegenüber. Ihrem ersten Ursprunge nach sind allerdings auch bei Phyllodromia beide Zellarten auf dieselbe Quelle zurückzuführen.

Eine besondere Erwähnung verdienen die Verhältnisse der Entstehung der Genitalanlagen bei den Dipteren und Aphiden, in welchen Gruppen die Sexualanlagen schon in sehr frühen Stadien des embryonalen Lebens zu erkennen sind. Es hängt dies gewiss zum Theil mit der in beiden Gruppen verbreiteten parthenogenetischen und pädogenetischen Fortpflanzungsweise zusammen, welche (ähnlich, wie bei Moina, pag. 326 u. 378) zu einer frühzeitigen Sonderung der Sexualanlage führte.

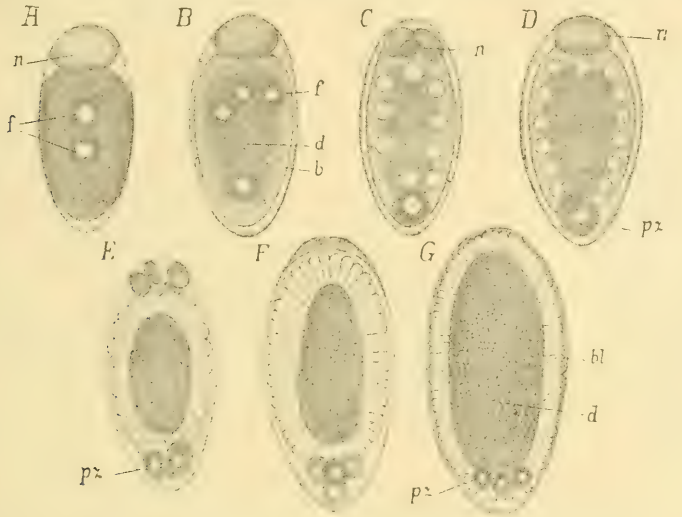


Fig. 516. Erste Entwicklungsstadien des parthenogenetischen Eies der Cecidomyialarve (nach Metschnikoff).

b Keimhautblastem, *bl* Blastoderm, *d* centraler Nahrungsdotter, *f* Furchungskerne, *n* in Rückbildung begriffene Nährzellen (sog. Corpus luteum), *pz* Polzellen.

Bei den Dipteren ist die erste Anlage der Genitaldrüse durch die sog. Polzellen repräsentirt. Diese von Robin als „globules polaires" bezeichneten, von Weismann für Chironomus und Musca beschriebenen Zellen, welche sich noch vor der Bildung des Blastoderms am hinteren Pole des Eies absondern, wurden von Leuckart und Metschnikoff (Nr. 55) an dem ungeschlechtlich sich entwickelnden Ei der viviparen Cecidomyalarven aufgefunden (Fig. 516 *pz*). Hier löst sich noch vor Ausbildung des Blastoderms vom hinteren Eipole (Fig. 516 *D*) eine ziemlich grosse, körnchenreiche Zelle (*pz*) ab, welche sich bald in zwei und hierauf in vier Polzellen (Fig. 516 *F*) theilt. Nach vollendeter Blastodermbildung rücken diese Polzellen zunächst zwischen die Blastodermzellen (Fig. 516 *G*) und hierauf ins Innere des Embryos, wo sie sich in späteren Stadien symmetrisch in zwei Gruppen anordnen und von Zellen des umgebenden Gewebes umhüllt zur Genitalanlage umwandeln (Metschnikoff).

Bei Chironomus (Fig. 517 *p*) schnüren sich nach Balbiani vom hinteren Eipole fast gleichzeitig zwei Polzellen ab, welche sich durch

Theilung in eine Gruppe von vier und acht Zellen umwandeln. In ganz ähnlicher Weise wie bei Cecidomya werden diese Zellen ins Innere des Embryos aufgenommen (Fig. 517 *C*), wo sie sich in zwei zu den Seiten der Enddarmeinstülpung gelegene Gruppen trennen. In ganz jungen, dem Ei entschlüpften Larven kann man diese beiden spindelförmigen Gruppen, deren Zellen sich bald vermehren, dorsalwärts zu den Seiten des Rückengefässes von einer deutlichen zelligen Membran umhüllt erkennen, welche nach vorn und hinten in einen ligament-ähnlichen Endfaden übergeht. Der vordere Endfaden ist die Anlage des sogenannten Müller'schen Fadens. Er setzt sich an das Rückengefäss an und wurde von Schneider (Nr. 74) für musculös gehalten, welcher Autor demnach die Genitalanlage der Dipteren auf eine umgewandelte Faser der Flügelmuskel des Herzens zurückführt — eine Annahme, welche von Balbiani als irrthümlich zurückgewiesen wurde. Der nach hinten verlaufende Endfaden ist die Anlage des paarigen Ausführungsganges der Genitaldrüse. Durch Theilung der im Inneren der Ovarialanlage gelegenen Zellen kommt es zur Bildung von rosettenförmigen Zellgruppen, deren je eine dem Inhalte einer Ovarialröhre entspricht. Mit diesen Angaben Balbiani's stehen auch die neueren Mittheilungen Ritter's (Nr. 71) in Uebereinstimmung.

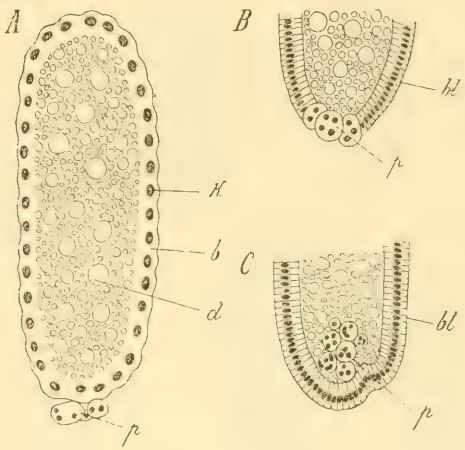


Fig. 517. Drei Längsschnitte durch Chironomusembryonen (nach Ritter).

In *A* ist das Blastoderm in Bildung begriffen; die Polzellen (*pz*) liegen ausserhalb desselben; in *B* haben sich die Polzellen zwischen die Blastodermzellen eingedrängt; in *C* liegen sie im Inneren des Embryos.

b Keimhautblastem, *bl* Blastoderm, *d* Nahrungsdotter, *k* Kerne des sich bildenden Blastoderms, *p* Polzellen.

In ähnlicher Weise wie bei den Dipteren, kommt auch bei den Aphiden die erste Anlage der Genitalorgane sehr früh zur Sonderung. Schon in jenen frühen Stadien, in welchen durch eine Einstülpung vom hinteren Eipole aus die erste Anlage der Amnionhöhle sich ausbildet (vgl. oben pag. 778 ff.), trennt sich noch vor der Bildung des unteren Blattes von der Wand dieser Einstülpung eine Zellgruppe (die Genitalanlage) ab, welche nun als eine unpaare rundliche Masse im Inneren des Embryos gelegen ist. Diese Zellgruppe soll nach Balbiani und Witlaczil durch Theilung aus einer einzigen Zelle hervorgegangen sein. Später nimmt sie Hufeisenform an und zerfällt in eine Anzahl rundlicher Zellhaufen, welche sich jederseits der Medianebene des Körpers in gleicher Zahl anordnen und die Anlage der Endfächer darstellen. Sie sind von einem epithelialen Ueberzug umhüllt, welcher nach vorne in die Endfäden, nach hinten in die Ausführungsgänge übergeht. Der Ursprung dieses Epithelüberzugs ist zweifelhaft. Die Ausführungsgänge der einzelnen Ovarialröhren verschmelzen jederseits zu einem gemeinsamen Eileiter, und dieser setzt sich an eine unpaare, unter dem Enddarm gelegene Ectodermeinstülpung an, von welcher die accessorischen Geschlechtsorgane gebildet werden (Metschnikoff, Witlaczil, Will).

II. Metamorphose.

1. Ueber die Larvenformen.[1])

Die Thysanuren und Collembolen kommen in einem Zustande aus dem Ei, welcher der ausgebildeten Form schon völlig gleicht, so dass hier von einer Metamorphose eigentlich nicht die Rede sein kann. Diese Formen dürfen wir daher als wirkliche Ametabola (Insecten ohne Verwandlung) bezeichnen.

Sämmtliche übrige Insecten dagegen machen eine wirkliche Metamorphose durch. Sie unterscheiden sich, wenn sie aus dem Ei schlüpfen, abgesehen von der geringeren Grösse, mindestens durch den Mangel der Flügel von dem ausgebildeten Insect. Viele Insectenlarven sind aber noch durch eine Anzahl anderer Merkmale von der ausgebildeten Form (Imago) unterschieden.

Wenn wir jene aus dem Ei kommenden Jugendformen (Larven) der Insecten mit denen vieler Crustaceen, die als Nauplien aus dem Ei kommen, vergleichen, so ergiebt sich ein auffallender Unterschied. Bei den Insecten wird die typische Zahl der Segmente bereits im Embryo angelegt; ebenso sind die Gliedmaassen und die wichtigsten Organanlagen bereits vorhanden. Nur die Flügel fehlen noch. Im Uebrigen kennzeichnet sich das aus dem Ei kommende Junge bereits als vollendetes Insect. Es ist zweifellos, dass die Thysanuren und unter jenen besonders Campodea (Fig. 535, pag. 880) dem Grundschema dieser ungeflügelten Larvenformen sehr nahe stehen. Wir haben in diesen Formen unzweifelhaft die ursprünglichsten Repräsentanten der Classe der Insecten vor uns. Doch werden wir bei einem speciellen Vergleich nicht ausser Augen lassen dürfen, dass manche Organsysteme (z. B. das Tracheensystem) möglicherweise in Folge der geringen Körpergrösse eine Reduction erfahren haben.

Die Ordnungen der Insecten theilen sich nach der Art ihrer Metamorphose in zwei Gruppen. Zu der einen gehören jene Ordnungen, die wir ihrer Organisation nach als die ursprünglicheren zu betrachten pflegen und die zum Theil auch durch das Vorhandensein eines ins Innere des Eies eingestülpten Keimstreifs sich an die Myriopoden anschliessen. Hier wandelt sich die Larve durch eine Reihe aufeinanderfolgender Häutungen allmählich in die Imagoform um. Allmählich sprossen die successive sich vergrössernden Flügelanlagen hervor. Hier vollzieht sich demnach die Metamorphose als ein Auswachsen in dem Rahmen der vorhandenen Segmentirung und Organanlagen. Wir bezeichnen diese Art der Entwicklung als unvollkommene Verwandlung und die hierher gehörigen Insecten als homomorphe.

Complicirter ist der Entwicklungsablauf in der zweiten Gruppe, zu der die höherstehenden Insectenordnungen gehören. Hier kommt aus dem Ei ein Stadium, welches häufig beträchtliche Unterschiede von der Imagoform aufweist, und sich auch in der Lebensweise von derselben unterscheidet. Dieses „Wachsthumsstadium“ erreicht unter reger Nahrungsaufnahme und unter Ablauf mehrfacher Häutungen eine beträchtliche Grösse, um sich schliesslich in ein Ruhestadium, die Puppe, umzuwandeln. In diesem Stadium ist das Vermögen der Locomotion unter-

[1]) Wir haben uns in der folgenden Darstellung hauptsächlich an Lubbock (No. 156) und Brauer (No. 146) angeschlossen.

drückt; es bewegt sich kaum, nimmt keine Nahrung auf, sämmtliche animale Processe sind in den Hintergrund getreten, während die vegetativen Vorgänge die weitere (vor Allem innere) Umwandlung des Körpers bewirken. Es folgt also auf die Larve ein Stadium, das in vieler Hinsicht den Embryonalstadien ähnlich ist, und man könnte das Puppenstadium als eine Wiederaufnahme der Embryonalentwicklung bezeichnen. Aber es ergiebt sich bei genauerer Betrachtung ein gewisser Unterschied. In den embryonalen Stadien entwickeln sich die Organe meist aus einheitlichen Anlagen, während sie hier vielfach durch Concrescenz aus einer Anzahl discreter Bildungscentren (Imaginalscheiben) aufgebaut werden (z. B. der Mitteldarm, die Hypodermis). Diese Imaginalscheiben müssen wir als embryonale Reste betrachten, welche das Larvenleben in einer Art latenten Zustandes überdauern und in denen die regenerativen Fähigkeiten der Embryonalanlage erhalten bleiben. Jene Organparthien dagegen, welche in der Larve functionirten, fallen einem Auflösungsprocess anheim (vgl. pag. 859 ff.).

Aus der Puppe kommt durch eine nochmalige Häutung das Stadium der Geschlechtsreife, das geflügelte Imagostadium, welches kein Körperwachsthum mehr aufweist.

Die nach diesem Typus sich entwickelnden Insecten hat man als Heteromorpha und ihre Metamorphose als vollkommene Verwandlung (Metabolie) bezeichnet.

A. Homomorpha.

Die postembryonale Entwicklung der hierher gehörigen Insecten ist meist eine wirkliche Metamorphose, insofern das aus dem Ei kommende Junge bei aller sonstigen Aehnlichkeit mit der ausgewachsenen Form sich von derselben durch den Mangel der Flügel (und der zu äusseren Geschlechtstheilen sich umbildenden abdominalen Anhänge) unterscheidet, wozu in einzelnen Fällen mit der Aenderung in der Lebensweise auch Umwandlungen in der Form der Extremitäten sich gesellen können (Cicaden). — Die Umwandlung in das vollendete Insect ist eine mehr allmähliche. Das letzte Larvenstadium mit bereits entwickelten Flügelanlagen wird als Nymphe bezeichnet. Nur bei den Pediculiden und Mallophagen entfällt in Folge der parasitischen Lebensweise mit dem Verlust der Flügel auch die Metamorphose (erworbene Ametabolie, Lang).

Die hierher gehörigen Insecten lassen sich nach der Art ihrer Metamorphose in zwei Untergruppen trennen:

I. **Paurometabola.** Die postembryonale Entwicklung vollzieht sich unter allmählichem Anwachsen des Körpers (mehrfache Häutungen) und successivem Hervorsprossen der Flügelanlagen und der äusseren Geschlechtstheile. Bei den Insecten dieser Gruppe stimmen die Jugendstadien mit den ausgebildeten Formen nicht bloss hinsichtlich der Gestalt, sondern auch nach ihrer Lebensweise überein.

Hierher gehören die Dermaptera, Orthoptera genuina, Corrodentia, Thysanoptera und die meisten Rhynchoten.

Die Jugendformen der meisten Rhynchoten sind im Bau der Mundtheile und der Körperform den Imagines ähnlich und wandeln sich allmählich in die ausgebildete Form um. Eine Ausnahme hiervon macht das Genus Aleurodes, dessen schildförmige Larve sich im Habitus von der vierflügeligen Imago unterscheidet und sich in eine ruhende Puppe umwandelt, welche von der

Larvenhaut bedeckt wird. Hier findet sich demnach eine vollkommene Verwandlung. Aehnlich verhalten sich die Männchen der Cocciden, indem sie sich, sei es unter der schützenden Larvenhaut, sei es in einem gesponnenen Cocon in eine ruhende Puppe umwandeln. Auch bei den Cicadidae (Fig. 518) kommt es zu einer höheren Ausbildung der Metamorphose. Die Larven (*A*) leben unter der Erde an Wurzeln von Bäumen und haben hakenförmige, zum Graben umgewandelte Vorderfüsse. Die Nymphe (*B*) ist hier beweglich. Nur kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago (*C*) verhält sie sich ruhig, das Bersten der Haut abwartend.

II. **Hemimetabola.** Die Jugendstadien unterscheiden sich von den Imagines nicht bloss durch den Mangel der Flügel, sondern auch durch das Vorhandensein von provisorischen (Larven-) Organen.

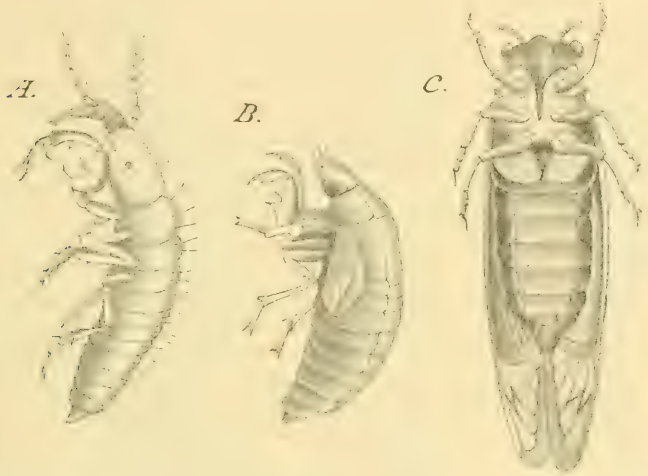


Fig. 518. *A* Larve, *B* Puppe, *C* Imago von Cicada septemdecim (nach Packard).

Die Larven-Stadien leben im Wasser und sind durch die Verhältnisse der Respirations-Organe von den Imagines verschieden (Tracheenkiemen, Darmathmung).

Hieher gehören die Ephemeriden, Odonaten und Plecoptera.

Ephemeridae. Die Ephemeriden stellen eine sehr ursprüngliche Insectengruppe dar. Bei ihnen allein haben sich die paarigen Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane in der ursprünglichen Form erhalten. Die Larven (Fig. 519) leben im Wasser und kommen in einer Form aus dem Ei, welche im Habitus sehr an Campodea erinnert. In den späteren Stadien sind sie durch den Besitz äusserer Tracheenkiemen (*k*) ausgezeichnet, welche als einfache oder doppelte Blätter, die am Rande mit Zweigen besetzt sein können, als Kiemenbüschel oder als mit einem Blatt gedeckte Kiemenbüschel an den hinteren Ecken der (in den meisten Fällen) sieben vorderen Abdominalsegmente aufsitzen. In das Innere dieser Aussackungen der Haut erstrecken sich reich verästelte Tracheenstämme, welche den Gasaustausch mit dem umgebenden Medium vermitteln. Dementsprechend sind die Stigmata geschlossen und die Stigmenäste, welche sich im Meso- und Metathorax und den acht

ersten Abdominalsegmenten finden, nur als dünne, farblose, nicht lufthaltige Stränge ausgebildet (Geschlossenes Tracheensystem). Nur im Momente der Häutung öffnen sich die Stigmenäste und Stigmata, um die Tracheenintima, welche im Zusammenhange mit der Cuticula der Körperoberfläche abgestossen wird, nach aussen durchtreten zu lassen (Palmén No. 161). Die Zahl der Häutungen, durch welche die einzelnen Stadien der successive der Imagoform immer ähnlicher werdenden Larve sich abgrenzen, ist eine sehr beträchtliche (bei Chloë über 20, Lubbock). Bei der vorletzten Häutung geht aus dem letzten Larven- (Nymphen-)stadium, das noch unvollkommene Flügel aufwies, ein schon vollkommen geflügeltes, der Imago sehr ähnliches Stadium (Subimago) hervor, welches sich von den vorhergehenden Stadien dadurch unterscheidet, dass bei ihm die Nahrungsaufnahme unterdrückt ist. Bei dieser Häutung werden die Stigmata und Stigmenäste definitiv eröffnet und die Kiementracheen durch einen Act spontaner Amputation an ihrer Insertionsstelle abgeschnürt und abgestossen, so dass sie in der leeren Haut (Exuviae) des letzten Nymphenstadiums zurückbleiben. Durch eine nochmalige auf dem Trockenen sich vollziehende Häutung geht das Subimagostadium in die Form der Imago über.

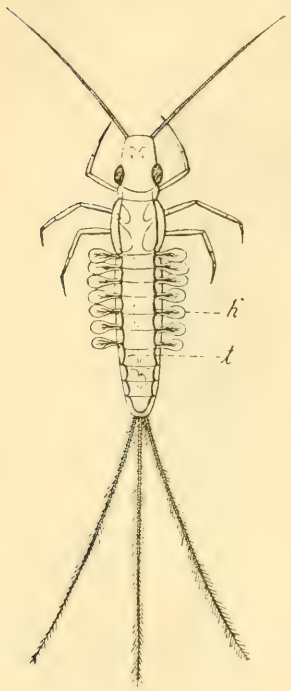


Fig. 519. Ephemeridenlarve.
k Tracheenkiemen, *t* Hauptstamm des Tracheensystems.

Odonata. Die Larven der Odonaten sind theils von gestreckter Körperform und den Imagines ziemlich ähnlich, theils unterscheiden sie sich von denselben durch den robusten, mehr gedrungenen Habitus. Alle sind durch die merkwürdige Modification der Unterlippe, welche eine vorschnellbare sog. Maske (Fangzange) darstellt, charakterisirt.

Die Respirationsorgane zeigen in den einzelnen Gattungen wechselnde Modificationen. Die verschliessbaren Stigmen am Thorax und Hinterleib (Hagen) der Larven scheinen vorwiegend zur Luftabgabe benützt zu werden, doch athmen ältere Libellenlarven durch die Bruststigmen auch Luft ein (Dewitz). Die Tracheenkiemen sind bei Aeschna und Libellula an den Wänden des Afterdarms (Darmkiemen) gelegen, bei den Agrioniden finden sich drei Kiemenblätter am letzten Hinterleibssegmente. Diese, wie auch die Darmkiemen der Libelluliden (Hagen) werden bei dem Uebergang in die Imagoform durch spontane Amputation abgestossen. Bei Euphaea, welche durch das Vorhandensein von Abdominalanhängen ausgezeichnet ist, finden sich lange kegelförmige Kiemen zu beiden Seiten des Leibes nach Aussen vom Stigma am zweiten bis achten Segmente (Hagen). —

Plecoptera. Insoferne bei den Perlaridae die Kiemenbüschel (Fig. 520 *A*, *k*) im Imagozustande erhalten bleiben und die Metamorphose eigentlich nur in einem allmählichen Auswachsen der Flügel besteht, würden sich dieselben streng genommen in die Gruppe der Paurometabola einreihen lassen. Die Larven erinnern im Habitus an die Campodea (Fig. 520 *B*) und besitzen Respirationsorgane theils in der Form von lateralen Kiemenquasten (Fig. 520 *A*, *k*) an den Seiten des Thorax, theils auf dem ersten ventralen Bauchschild als Prosternalkiemen, theils zu den Seiten der After-

öffnung oder am Seitenrande des Abdomens. Wenn die Perlaridae hier unter den Hemimetabolen angeführt werden, so ist dies durch den Umstand gerechtfertigt, dass die Kiementracheen bei den Imagines nicht mehr als solche functioniren, sondern sich nur geschrumpft und in rudimentärem Zustande erhalten.

B. Heteromorpha.

Die Larven der hierher gehörigen Insecten sind in ihrem Habitus von den Imagines bedeutend verschieden. Zum Theil erinnern sie noch einigermassen an Campodea-ähnliche Formen, vielfach sind sie jedoch durch Anpassung an bestimmte Lebensweisen modificirt und häufig unter Zurücktreten der animalen Functionen und Ueberwiegen der vegetativen

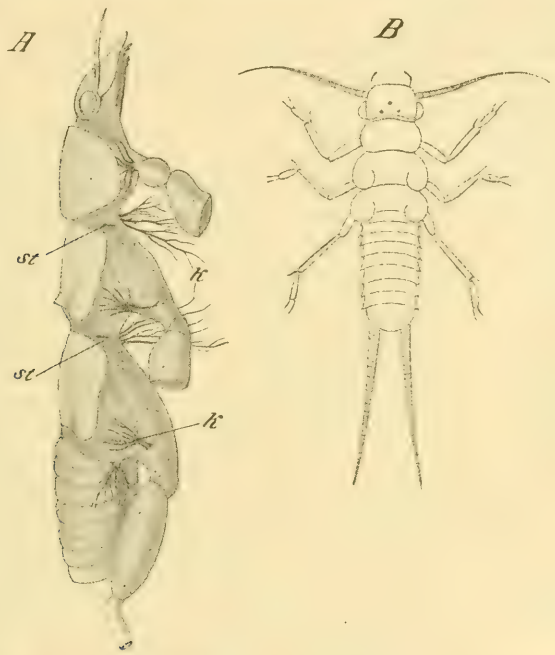


Fig. 520. *A* Larve einer Perlide in der Seitenansicht (nach Graber), *k* büschelförmige Kiementracheen, *st* Stigmen. *B* Larve von Perla bicaudata (nach Westwood).

(bei mehr oder weniger parasitischer Lebensweise) rückgebildet. Den Endpunkt dieser rückgebildeten Formen stellt die fuss- und augenlose „Made" mit rudimentären Fresswerkzeugen dar. In den meisten Fällen ist die Lebensweise der Larve von der der ausgebildeten Form völlig verschieden. Wir müssen die vollkommene Metamorphose als eine Höhergestaltung des Entwicklungsganges betrachten, als eine erworbene Differenzirung im Bereich des Larvenlebens, durch welche die hochausgebildeten, aber ihrer Entstehung nach wahrscheinlich jüngeren Insecten-Ordnungen gegenüber den Homomorpha sich auszeichnen.

Stets ist das letzte Stadium des Larvenlebens eine sogenannte Puppe, welche in der Körperform, der Entwicklung der Gliedmaassen und im Bau der Mundtheile der Imago ähnlich ist. In diesem Stadium ist die

Nahrungsaufnahme sistirt und meist auch die Fähigkeit der Locomotion unterdrückt (ruhende Puppe). Häufig ist die Puppe in einem von der Larve fabricirten Gespinnst (Cocon) eingeschlossen. Stehen die Gliedmaassen der Puppe von der Körperoberfläche frei ab, so bezeichnet man dieselbe als freigliedrige (Pupa libera, gemeisselte Puppe). In anderen Fällen sind die Gliedmaassen, welche bei der ruhenden Puppe an die Bauchseite angedrückt gehalten werden, gleich nach dem Abstreifen der Larvenhaut zwar auch frei, werden aber bald durch eine zähe, erhärtende Ausscheidung mit der Körperoberfläche verklebt, so dass ihre Contouren weniger deutlich umschrieben sind (Lepidopteren und viele Dipteren). Man bezeichnet diese Form als Mumienpuppe (Pupa obtecta, Chrysalis). In der Ordnung der Dipteren kommt es vielfach vor, dass die Puppe von der letzten Larvenhaut umschlossen bleibt (Tonnenpuppe, Pupa coarctata).

Die Zahl der Häutungen ist bei der vollkommenen Verwandlung eine beschränkte und erreicht niemals eine solche Höhe, wie bei manchen Homomorphen (Ephemeriden).

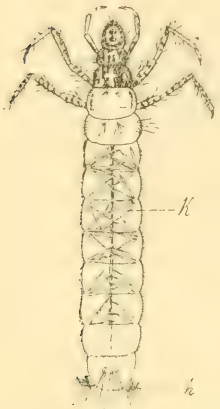


Fig. 521. Larve von Phryganea fusca (nach Pictet).
h Klammerhaken, *k* Kiementracheen.

Neuroptera. Die Larven der Sialiden haben beissende Mundtheile, welche denen der Imagoform ähnlich sind. Im Habitus erinnern sie an manche Käferlarven. Die Larven der Megaloptera dagegen haben in ihren Mundtheilen eine eigenthümliche Umbildung zum Aussaugen der Beute erfahren, indem die Mandibeln an ihrer Unterseite eine Furche aufweisen, so dass Mandibeln und Maxillen zusammen jederseits ein Saugrohr darstellen. Im Habitus sind die Larven theils langgestreckt, und erinnern an Käferlarven (Mantispa, die merkwürdige, an Spongilla schmarotzende Sisyra), theils mehr gedrungen und von robustem Körperbau (Myrmeleon). Es ereignet sich hier demnach der seltene Fall, dass die saugenden Mundtheile der Larve in der Imagoform durch beissende ersetzt werden, wie dies auch bei den Dytisciden unter den Käfern der Fall ist.

Die Puppe ist im Wesentlichen eine ruhende, freigliederige Puppe, welche bei den Megaloptera in einen grobmaschigen, rundlichen Cocon eingeschlossen liegt. Doch erlangt dieselbe bei einigen Formen dicht vor der Umwandlung in die Imagoform die Fähigkeit der Locomotion und wandert umher, bevor sie durch Abstreifen der Puppenhaut zur Imago wird. In diesem Verhalten ist ein Uebergang zur Metamorphose der Paurometabola mit beweglichen Nymphen gegeben.

Panorpatae. Die Larven sind raupenförmig und leben unter Moos oder unter der Erde. Sie besitzen einen herzförmigen Kopf und kräftige, beissende Mundwerkzeuge. An den Abdominalsegmenten können acht Paare von Bauchfüssen (vom ersten bis achten Abdominalsegment) vorkommen. An dem Hinterleibsende findet sich die Anlage einer an die der Forficulinen erinnernden analen Haltgabel. Durch das Vorhandensein eines aus dichtgestellten Punktaugen zusammengesetzten Auges unterscheiden sich diese Larven von ähnlich gestalteten Lepidopteren- und Hymenopterenlarven.

Trichoptera. Die Phryganeen-Larven leben meist im Wasser und verfertigen sich ein aus Fremdkörpern (Steinchen, Pflanzentheilen, Schnecken-

häusern) zusammengesponnenes Gehäuse, das in einzelnen Fällen an Steinen befestigt sein kann. Im Habitus nähern sie sich den Käferlarven (Fig. 521). Sie besitzen drei Paare von langen Thoraxbeinen und am Hinterleibsende ein Paar von Fortsätzen, welche mit Haken (*h*) besetzt sind. An den Seiten des Hinterleibes (und des Meso- und Methathorax) kommen Tracheenkiemen (*k*) in Form von Schläuchen oder Büscheln vor. Die Puppe ist freigliedrig. Die Verpuppung vollzieht sich im Gehäuse der Larve, nachdem in demselben noch eine weitere Hülle gesponnen wurde. Vor dem Auskriechen der Imago wird die Puppe beweglich, verlässt die Puppenhülle und kriecht ans Land, um sich daselbst zur Imago umzuwandeln.

Lepidoptera. Die Larven sind von übereinstimmendem Habitus und zeigen die Form der Raupe (Eruca). Die meisten leben auf dem Lande. Nur ganz wenige Pyraliden durchlaufen das Larvenleben im Wasser. Bei diesen kann es dann auch zur Entwicklung von schlauchförmigen Tracheenkiemen kommen (Paraponyx, während Acentropus, Hydrocampa und Cataclysta echter Tracheenkiemen entbehren). Von den 13 äusserlich erkennbaren Körperringen stellt der vorderste den Segmentcomplex des Kopfes dar. Er trägt die meist dreigliedrigen, kurzen Fühler und die beissenden Mundwerkzeuge. Eine in der Medianebene verlaufende sog. Gabellinie entspricht der Verwachsungs-Nath der Kopflappen. Zu beiden Seiten des Kopfes finden sich sechs (seltener fünf) im Halbkreis angeordnete Punktaugen. Die auf den Kopf folgenden drei Brustringe sind den Abdominalringen gleichgestaltet. Das erste Stigmenpaar gehört dem Prothorax an, die acht folgenden dem ersten bis achten Abdominalsegment. Die Beine fehlen höchst selten vollständig; in anderen Fällen sind sie rudimentär (einige Minirraupen). Meist sind drei Paare kurzer, gegliederter Thoracalbeine und fünf Paare von Abdominalbeinen vorhanden. Letztere finden sich am dritten bis sechsten Abdominalsegment und am Endsegment als sog. Nachschieber. Sie sind stummelförmig und weisen eine zweilappige oder kreisförmige mit Häkchen besetzte Sohle auf. Bei Nepticula finden sich im Ganzen achtzehn Beine. In anderen Fällen wird durch Reduction der Abdominalbeinpaare die Zahl eine geringere. Bedeutend reducirt ist dieselbe bei den Spannerraupen, welche ausser den drei Thoraxbeinpaaren nur zwei oder drei Abdominalbeinpaare aufweisen (am sechsten und neunten Abdominalsegment).

Die Puppe ist eine Mumienpuppe (Pupa obtecta) und häufig in einem Cocon eingeschlossen. Bei den Puppen einiger Tineiden (besonders bei Micropteryx) sollen die Beine theilweise frei sein. Der Bau der Mundtheile ist dem der Imago im wesentlichen gleich.

Diptera. Die Larven der Dipteren müssen im Allgemeinen als wesentlich rückgebildete Formen in Anspruch genommen werden. Um so grösser ist die Mannigfaltigkeit in den einzelnen Untergruppen. Hier kommt der Typus der fusslosen, weichhäutigen, aus einer Anzahl gleichartiger Ringel bestehenden sog. „Maden" am deutlichsten zur Ausbildung. Stets fehlen die Extremitäten des Thorax; nur am ersten Thoraxsegmente können sich Rudimente von Extremitäten erhalten. Ebenso kommen zuweilen an den Abdominalsegmenten stummelförmige Bauchfüsse zur Ausbildung. Auch die Mundtheile sind vielfach nur rudimentär entwickelt. In den meisten Fällen weist das Integument eine weichhäutige Beschaffenheit auf; doch kann dasselbe auch resistenteren Charakter annehmen (Stratiomyslarve, in deren Haut nach Leydig Kalksalze abgelagert sind). Die weichhäutige Beschaffenheit des Integuments kann sich auch auf die Kopfsegmente ausdehnen (kopflose Larven); hier kommt es jedoch meist zur Ausbildung eines chitinösen, die Mundtheile schützenden Schlundgerüstes oder einer mehr oder weniger

ausgebildeten Kieferkapsel. Aber nur in dem Falle, dass diese chitinöse Kapsel die Ganglien des Kopfes in sich birgt, wird dieselbe als eigentlicher „Kopf“ bezeichnet (Brauer) (eucephale Larven). —

Die Puppe ist nicht immer eine ruhende. In einzelnen Fällen (Culiciden) bewegt sie sich durch Stösse des Hinterleibs im Wasser umher. Die ruhende Puppe ist häufig von der Larvenhaut umschlossen und wird dann als Tonnenpuppe bezeichnet. Sie ist entweder freigliederig (Pupa libera) oder ähnlich der Lepidopterenpuppe mit angeklebten Gliedmaassen versehen (Pupa obtecta, Mumienpuppe).

Die Formen der Dipterenlarven wurden von Brauer (Nr. 100) für die Systematik verwerthet. Brauer unterscheidet nach der Art des Aufberstens der Larvenhaut bei der Verpuppung (oder, im Falle eine Tonnenpuppe gebildet wird, bei dem Ausschlüpfen der Imago) zwei Haupttypen: 1) Orthorhapha, bei denen im Allgemeinen ein Längsspalt am Rücken und ein darauf senkrechter Querriss sich öffnet. 2) Cyclorhapha, bei denen die Berstung in Bogenlinien erfolgt, so dass am vorderen Pole ein oder zwei Deckelchen abspringen. Dem ersteren Typus gehören die den ursprünglichsten Habitus aufweisenden eucephalen Larven der Culiciden und Chironomiden, ferner die Larven der Tipuliden, Cecidomyiden, Stratiomyiden etc. an, während die Musciden, Syrphiden und Pupiparen dem zweiten Typus folgen.

In Bezug auf die Verhältnisse der Respirationsorgane zeigt sich eine grosse Mannigfaltigkeit. Viele Larven athmen nur durch das letzte offenbleibende Stigmenpaar am hinteren Körperende (metapneustisch), bei anderen erhält sich das vordere und hintere Stigmenpaar durchgängig, während die übrigen verschlossen sind (amphipneustisch); wieder in anderen Fällen sind auch die dazwischen gelegenen Stigmen theilweise geöffnet (peripneustisch). Dagegen athmen die Puppen mancher Formen nur durch das vorderste, dem Prothorax zukommende Stigmenpaar (propneustisch). —

Siphonaptera. Die Larve ist fusslos, mit beissenden Mundtheilen, und besteht aus einem Kopf und zwölf ziemlich gleichartig gestalteten Segmenten. Zehn Stigmenpaare an den drei Thorax- und sieben vordersten Abdominalsegmenten. Die Puppe ist gemeisselt; Mundtheile und Körperform gleichen der Imago; sie ruht in einem Cocon.

Coleoptera. Viele Coleopterenlarven erinnern im Habitus an die Campodeaform. Hier finden sich an den Thoraxsegmenten drei wohlentwickelte Beinpaare und am Hinterleibsende in manchen Fällen ein Paar fadenförmiger oder griffelähnlicher Anhänge. Oefters tritt am hinteren Körperende ein Paar stummelförmiger sog. Nachschieber auf. Der stets wohlentwickelte Kopf zeigt die bei den Lepidoptera erwähnte Gabellinie und trägt meist kurze Fühler und jederseits in verschiedener Zahl sich findende (sechs und weniger) Punktaugen, die übrigens vielfach fehlen. Mundtheile beissend, die Mandibeln in einzelnen Fällen (Dytiscidae) zu Saugzangen umgebildet. Meist sind neun Stigmenpaare vorhanden, von denen das erste dem ersten oder zweiten Thoraxsegment zukommt oder an der Grenze zwischen beiden gelegen ist, während die übrigen den acht vordersten Abdominalsegmenten angehören. Die im Wasser lebenden Larven (Dytiscus, Hydrophilus) metapneustisch, zum Theil mit Tracheenkiemen (Gyrinus). Durch Streckung kommt es zur Ausbildung der drathförmigen Larven der Elateriden, in anderen Fällen entwickeln sich verbreiterte asselförmige Gestalten (Parniden). Die Lamellicornierlarven sind augenlos, weichhäutig, weisslich und durch den sackförmig aufgetriebenen letzten Körperring ausgezeichnet (Engerling). Bei den unter der Rinde oder im Holz bohrenden Formen werden

die Beine rudimentär oder fehlen vollständig (Buprestidae, Cerambycidae). Solche rückgebildete Larvenformen können schliesslich madenähnlich werden (Curculionidae, Bostrychidae). —

Die Puppe ist freigliedrig, in der Körperform und dem Bau der Mundtheile der Imago ähnlich.

Eine von Fabre (No. 105) als Hypermetamorphose bezeichnete Complication erleidet die Verwandlung der Meloiden in Anpassung an die eigenthümliche Lebensweise der Larven. Die junge, Campodea ähnliche Larve von Sitaris (Fig. 522 *A*) gelangt zunächst auf das Männchen und während der Copulation auf das Weibchen von Anthophora. Sobald diese Biene ihr Ei in die mit Honig gefüllten, aus Erde gemauerten Zellen absetzt, schlüpft die Sitarislarve auf das an der Oberfläche des Honigs schwimmende Ei, dessen Inhalt ihr zur ersten Nahrung dient. Das folgende sich vom Honig nährende Stadium ist wenig beweglich, madenähnlich, mit rudimentären Beinen (Fig. 522 *B*). Es wandelt sich in eine Pseudochrysalis (Fig. 522 *C*), ein ruhendes puppenähnliches Stadium um. Aus der Pseudochrysalis geht zunächst eine dem zweiten Stadium ähnliche Larve (Fig. 522 *D*). hierauf die eigentliche Puppe (Fig. 522 *E*) hervor, welche sich zur Imago umwandelt. — Es findet sich hier demnach eine Vermehrung sowohl der frei beweglichen, als auch der ruhenden Stadien.

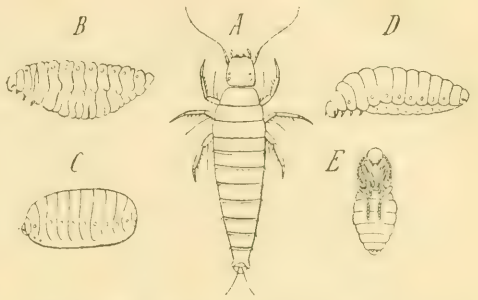


Fig. 522. Metamorphose von Sitaris (nach Fabre, aus Lubbock).
A erstes Larvenstadium, *B* zweites Larvenstadium, *C* drittes Larvenstadium (sog. Pseudochrysalis), *D* viertes Larvenstadium, *E* Puppe.

Hymenoptera. Die Larven der Hymenopteren trennen sich in verschiedene Typen. Die von Blättern lebenden Larven der Tenthredinidae sind im Habitus und der Färbung den Lepidopterenlarven ähnlich und werden deshalb als Afterraupen (Fig. 523) bezeichnet. Sie unterscheiden sich von den echten Raupen durch den Besitz eines einzigen Punktauges an jeder Seite des Kopfes und durch die meist grössere Zahl abdominaler Extremitäten, deren vorderstes Paar dem zweiten und nicht wie bei den Raupen dem dritten Abdominalsegmente angehört. Meist finden sich sechs bis acht Paare abdominaler Anhänge. Eine Ausnahme macht die Gattung Lyda, bei welcher ausser den Thoraxbeinpaaren nur am hinteren Leibesende ein Paar von gegliederten Anhängen (Cerci) sich findet. Diesen Afterraupen stehen die im Holz bohrenden Larven der Holzwespen (Uroceridae) nahe, unterscheiden sich von denselben aber durch den Mangel der Augen und der Abdominalbeine. Die meisten übrigen Hymenopteren zeigen rückgebildete Larvenformen im Anschluss an die parasitische oder halbparasitische Lebensweise. Sei es, dass die Larven in Pflanzenauswüchsen (Gallen) sich entwickeln, wie die vieler Cynipiden, oder dass sie parasitisch in anderen Insectenlarven sich entwickeln, wie die einiger Cynipiden, der Pteromalinen, Ichneumoniden etc., oder dass sie das Nahrungsmaterial in ihren Zellen vorfinden (Fossoria, Vespidae, Apidae), oder während des Heranwachsens

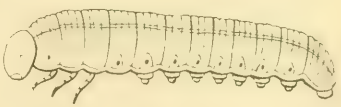


Fig. 523. Afterraupe einer Tenthredinide [Trichiosoma lucorum] (nach Westwood).

gefüttert werden (Ameisen), stets bedingt die damit verbundene Passivität eine Rückbildung der Extremitäten und der Mundwerkzeuge und eine Annäherung des Gesammthabitus an die Form der Made. Bei den Larven der Bienen und Wespen bleibt der Mitteldarm an seinem hinteren Ende geschlossen und ohne Communication mit dem die Malpighi'schen Gefässe aufnehmenden Enddarm. Die Verpuppung findet meist in einem gesponnenen Cocon statt. Die Puppe ist freigliedrig und im Bau der Imago gleich; da bei dem Uebergang von der Larve in die Puppe die Beinanlagen nur allmählich aus den Imaginalscheiben hervorgestülpt werden (vgl. pag. 862 und 865) so geht dem Puppenstadium eine Form vorher, welche die Beine nur in halbausgestülpten Zustande zeigt (Dewitz No. 102), und diese Form ist es, welche man als Semipupa, Subnympha oder Pronympha bezeichnet hat.

Die Eier der Ichneumonidae, Braconidae und Pteromalidae entwickeln sich in Eiern oder Larven anderer Insecten. Die Larven der ersteren Familien weisen im Allgemeinen die Madenform auf. Doch kommen hier Anhänge am hinteren Körperende zur Entwicklung als Schwanzanhang (Anomalon) oder Schwanzblase (Microgaster), welche die Larven bei der Verpuppung verlieren. Dagegen weisen die Pteromalinen eine sehr merkwürdige Metamorphose auf. Die Entwicklung dieser Formen, die durch de Filippi, Metschnikoff, Ganin, Ayers und Lemoine bekannt geworden ist, charakterisirt sich durch das Fehlen des Nahrungsdotters im Eie, durch das Fehlen oder die rudimentäre Entwicklung der Embryonalhüllen, durch das frühzeitige Ausschlüpfen der Larve aus dem Eie, und durch die abenteuerlich gestalteten Larvenformen. Ueber die ersten Entwicklungsstadien sind wir allerdings noch sehr im Unklaren. Bei Platygaster entstehen durch einen fortgesetzten Theilungsprocess zahlreiche Zellen, von denen ein Theil sich bald zu einer oberflächlichen Schicht anordnet, welche als Hülle (der Serosa entsprechend?) den Embryo umgiebt. Die übrigen Zellen bilden die rundliche Embryonalanlage, an der man bald eine äussere Ectodermschicht und eine innere Schicht (unteres Blatt) unterscheiden kann. Nun streckt sich der Embryo und wird gleichzeitig durch eine von der Ventralseite sich einsenkende Querfurche in einen vorderen, verbreiterten Kopfabschnitt und einen hinteren, schmäleren Abschnitt getrennt. An dem Kopfabschnitt tritt als Ectodermeinstülpung der Vorderdarm auf, welcher sich bald mit dem aus den inneren Zellen entstandenen Mitteldarm verbindet. Der Enddarm entsteht bedeutend später und tritt erst sehr spät in Communication mit dem Mitteldarm. An dem Kopfabschnitt (Fig. 524) entwickeln sich zu den Seiten des Mundes ein Paar Klammerhaken (*kf*) und hinter demselben eine Unterlippe (*ul*). Später tritt an der hinteren Grenze dieses vorderen Abschnitts noch ein Gliedmaassenpaar (*lfg*) auf, und kommen vorne ein Paar kurzer Antennen (*a*) zur Entwicklung. Der hintere Abschnitt des Embryos theilt sich in mehrere Segmente und läuft in einen gabelförmigen, an die Furca der Copepoden erinnernden Anhang (*f*) aus. Deshalb hat man dies erste Larvenstadium, das nach Erhärtung der Chitincuticula aus der Embryonalhülle schlüpft, als cyclopsähnliches Stadium (Fig. 524, *23*, *24*, *25*) bezeichnet. Es scheint, dass in diesem Stadium nur der Darmcanal und die Extremitätenmuskeln zur Differenzirung gekommen sind, während die übrigen Organe noch undifferenzirt in einem ventralwärts verlaufenden Keimstreif angelegt sind und erst im nächsten Stadium zur Ausbildung gelangen. In dieses geht das Cyclopsstadium durch eine Häutung über, und nun erlangt die Larve die Gestalt eines ovalen, der Segmentirung entbehrenden, gliedmaassenlosen Körpers (Fig. 524, *26*). Jetzt bildet sich das Nervensystem, die Speicheldrüsen und der Enddarm als Ectodermeinstülpungen und

allmählich auch die Muskelgruppen, durch deren Anordnung die Segmentirung kenntlich wird. Das letzte (dritte) Larvenstadium, das aus dem vorliegenden durch eine neue Häutung hervorgeht, weist die Gestalt einer der Gliedmaassen entbehrenden segmentirten Made (*27*) auf.

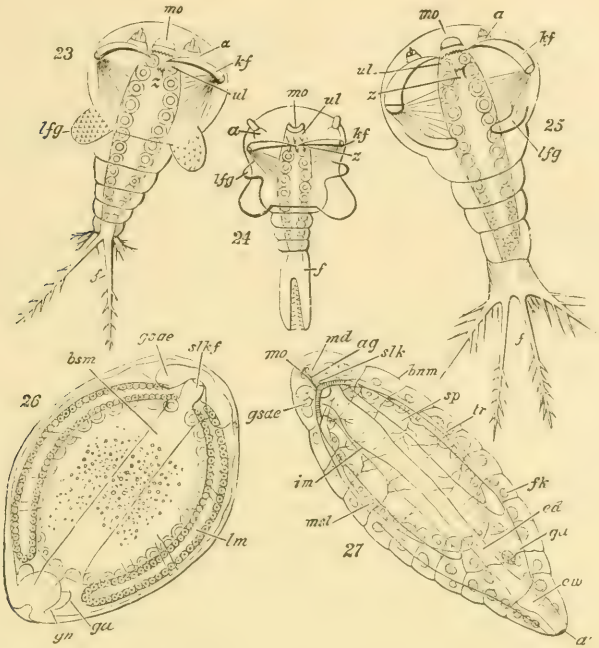


Fig. 524. Entwicklungsstadien von Platygaster (nach Ganin, aus Lubbock). *23*, *24*, *25* sog. Cyclopsähnliche Larven dreier Platygasterarten. *26* zweites Larvenstadium. *27* drittes Larvenstadium.

a Antenne, *ag* Ausführungsgang der Speicheldrüsen, *ao* After, *bsm* ventrale Ectodermverdickung, *ed* Darm, *ew* Rectum, *f* Furcalanhänge, *fk* Fettkörper, *ga* Geschlechtsorgane, *gh* Enddarm, *gsae* oberes Schlundganglion, *kf* Hakenfüsse, *lfg* seitliche Füsse, *lm* Speicheldrüsen, *md* Mandibeln, *mo* Mund, *msl* Magen, *slk*, *slkf* Oesophagus, *sp* Speicheldrüsen, *tr* Tracheen, *ul* Unterlippe.

Die Larvenformen scheinen für andere verwandte Genera sehr mannigfaltig zu sein. Bei Teleas findet sich zwar auch das Cyclopsstadium, doch geht demselben eine spindelförmige Larve voraus, die mehr gleichmässig segmentirt erscheint und kleine stummelförmige Mundtheile aufweist, während sie der Klammerhaken noch entbehrt (Ayers). Hier beginnt die Entwicklung mit der Ausbildung einer Coeloblastula (Metschnikoff, Ayers), in deren Innenraum durch Einwanderung von Zellen ein unteres Blatt sich entwickelt. Durch Ausbildung einer medianen Rinne wird die bilaterale Symmetrie des Embryos und durch eine vordere Verdickung das Kopfende des Embryos gekennzeichnet.

Alle diese Larvenformen der Pteromalinen müssen als abgeleitete angesehen werden, ohne dass wir in der Lage wären, für den einzelnen Fall anzugeben, welche Bedeutung der Ausbildung dieser merkwürdigen Formen für die Entwicklung zuzuschreiben ist.

Die Larvenformen der Insecten zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit. Eine vergleichende Betrachtung zeigt auf das Deutlichste, dass hauptsächlich die Lebensweise den Habitus der Larven bestimmt. So kommt bei phytophagen, von Blättern sich nährenden Larven der Typus der polypoden Raupe, bei den im Holz bohrenden Formen ein ähnlicher Typus mit kräftigen Mundwerkzeugen und starker Kopfkapsel aber rückgebildeten Extremitäten zur Ausbildung, bei mehr oder weniger parasitischer Lebensweise die Form der Made ect. In anderen Gruppen (Orthopt. genuina), deren Larven nach ihrer Lebensweise mit den ausgebildeten Formen übereinstimmen, ist der Habitus der Imagines schon auf die Larvenformen übertragen. Es ergiebt sich aus diesen Betrachtungen, dass wir die Metamorphose der Insecten nur in beschränktem Maasse nach der phyletischen Richtung verwerthen können.

Vor Allem muss man im Auge behalten, dass die aus dem Ei kommenden Larven bereits die typische Gliederung des Insectenkörpers aufweisen, dass also in keinem einzigen Falle Ahnenformen in den Larven zur Reproduction kommen, welche den ältesten Insectenformen vorhergingen. Alles, was uns die Insectenlarven lehren können, wird sich daher nur in dem Rahmen dieser Klasse bewegen können.

Durch den allen Insectenlarven zukommenden Mangel der Flügel werden wir auf die ursprüngliche Gruppe der Thysanuren gewiesen, und in der That zeigen auch zahlreiche Insectenlarven im Habitus grosse Uebereinstimmung mit diesen Formen. Die campodeoiden Larven, auf deren Wichtigkeit vor Allem Brauer (Nr. 145) hingewiesen hat, dürften demnach jenen Larventypus repräsentiren, der am meisten ursprüngliche Charaktere bewahrt hat. Als Hauptmerkmale dieses Typus sind zu nennen: beissende Mundwerkzeuge, gegliederte Fühler, Thoraxsegmente, welche mit den Abdominalsegmenten nahezu übereinstimmen, wohlentwickelte Thoraxbeinpaare, ein schlanker, gestreckter, dorsoventral compresser Körperbau und der Besitz von zwei gegliederten Reifen (Cerci) am Hinterleibsende. Dieser Typus ist durch die Larven der Ephemeriden, Perlariden, mancher Neuropteren und vieler Käfer ziemlich getreu innegehalten.

Im Allgemeinen nimmt die Metamorphose der Insecten in den höher stehenden Ordnungen eine schärfere Ausprägung an, insofern hier die einzelnen Stadien grössere Verschiedenheiten von einander aufweisen und der Uebergang kein allmählicher ist. Wir müssen daher die unvollkommene Verwandlung als den ursprünglicheren Zustand betrachten und die vollkommene Metamorphose als eine im Bereich der Insecten erworbene Höhergestaltung der individuellen Entwicklung. Daher müssen wir die Larvenformen der Metabolen sämmtlich als erworbene betrachten. Aber auch bei den Hemimetabolen werden wir gewisse Charaktere als erworbene bei phyletischen Betrachtungen in Ausschluss bringen müssen, z. B. das Vorhandensein eines sogenannten geschlossenen Tracheensystems und von Tracheenkiemen bei vielen im Wasser lebenden Larven, da diese Lebensweise höchst wahrscheinlich als eine erworbene aufzufassen ist.

Wenn wir so auf die Larvenformen der Insecten wenig Gewicht in phyletischer Beziehung legen können, so kommt doch vielleicht gewissen Merkmalen einiger Werth zu, insofern auch erworbene Larvenformen die Tendenz zeigen, morphologische Charaktere der Ahnenformen zu reproduciren. Als solche wiederaufgetauchte Merkmale sind vielleicht

zu betrachten: 1) Die mehr weichhäutige Körperoberfläche. 2) Die weniger strenge Scheidung von Thorax und Abdomen. 3) Die mehr gleichmässige Gliederung der Extremitäten. 4) Der Mangel der Facettenaugen. 5) Das häufige Vorkommen von abdominalen Extremitäten.

2. Entwicklung des Imago-Zustandes.

Wir haben schon oben (pag. 847 und 848) auf die charakteristischen Unterschiede hingewiesen, welche zwischen den homomorphen Insectenordnungen einerseits und den holometabolischen Formen andererseits hinsichtlich der Art der Entwicklung des geschlechtsreifen Zustandes (Imago) vorherrschen. Bei den ersteren vollzieht sich die Entwicklung der ausgebildeten Form unter ganz allmählichen inneren und äusseren Umwandlungen, welche sich von den Entwicklungsvorgängen, wie wir sie bei der Metamorphose der meisten übrigen Thiere ablaufen sehen, in nichts Wesentlichem unterscheiden. Wir werden hier die Entwicklung der Flügelanlagen, der äusseren Geschlechtstheile, sowie sämmtliche übrigen Formveränderungen des Körpers auf ein einfaches Auswachsen des Larvenkörpers zurückzuführen haben. In gleich einfacher Weise vollziehen sich auch die inneren Umwandlungen, unter denen vor Allem die Entwicklung der Geschlechtsorgane in den Vordergrund tritt. Wir werden aber auch annehmen dürfen — wenngleich die Verhältnisse hier nicht genauer untersucht sind — dass gleichzeitig mit dem Auswachsen der inneren Organe an denselben gewisse allmähliche Regenerationsvorgänge sich geltend machen, welche wohl überhaupt an functionirenden Organen weit verbreitet sind. Wir werden annehmen dürfen, dass einzelne gealterte, durch Ausübung der Lebensfunctionen erschöpfte Zellen oder Zellgruppen resorbirt und durch lebenskräftigere Gewebstheile ersetzt werden, so dass eine beständige, allmähliche Regeneration der Organe im Gange ist.

Bei den holometabolen Insectenordnungen dagegen vollzieht sich der Uebergang der letzten Larvenstadien in die ausgebildete Form unter Einschiebung eines Ruhezustandes (der Puppe), an welchem die Nahrungsaufnahme und meist auch die Locomotion unterdrückt ist, während die gesammte Lebensthätigkeit des Organismus wichtigen und complicirten inneren Entwicklungsvorgängen zugewendet erscheint, welche als ein fast vollständiger Untergang vieler Organe der Larve und eine Erneuerung derselben von gewissen, schon in der Larve vorhandenen Anlagen (Imaginalscheiben) aus sich darstellen. Nur wenige Organe der Larve werden nämlich direct in die Puppe und den Imagokörper übernommen. Hierher sind die Anlagen des Genitalsystems zu rechnen. Auch das Herz und der centrale Theil des Nervensystems erleiden nur geringfügigere, innere Umwandlungen. Dagegen werden die meisten übrigen Organe der Larve: die Hypodermis, die meisten Muskeln, der gesammte Darmcanal und die Speicheldrüsen vollständig zerstört, indem ihre Zellen unter Einwirkung der Blutkörperchen (Leucocyten), die hier als Phagocyten wirken, in Theile zerfallen, welche von den ersteren aufgenommen und verdaut werden, während gleichzeitig mit diesem Zerstörungsprocesse der Neuaufbau der Organe von den schon im Embryo angelegten Bildungsherden (Imaginalscheiben) aus sich in der Weise vollzieht, dass die Continuität des Organs in den meisten Fällen gewahrt bleibt. Wir werden diese Umwandlungsvorgänge nur dann verstehen können, wenn wir sie als

einen extremen Fall jener oben für die Homomorpha erwähnten Regenerationsvorgänge der Organe betrachten. Wir werden dann annehmen müssen, dass von der embryonalen Anlage eines Organs zunächst nur ein Theil für den Gebrauch der Larve zur Ausbildung und Function gelangt, welcher sich während des Larvenlebens erschöpft, so dass er zu weiteren Umbildungen nicht mehr fähig ist und demnach zu Grunde geht, während ein zweiter Theil der Embryonalanlage, zunächst in unentwickeltem Zustande, als Imaginalscheibe persistirt, um während des Puppenzustandes die Regeneration des Organs zu übernehmen.

Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass dieser merkwürdige Entwicklungsmodus der imaginalen Organe, wenn er auch bei den Insecten zur schärfsten Ausprägung gekommen ist, doch auch bei anderen Thiergruppen andeutungsweise zu erkennen ist. Vielfach finden wir, dass anstatt der allmählichen Umwandlung eines Larvenorgans in das entsprechende imaginale Organ der Weg eingeschlagen wird, das Larvenorgan zu zerstören oder rückzubilden und das entsprechende imaginale Organ neu anzulegen. Wir erinnern hier an das oben pag. 495 und 496 über das Verschwinden und Wiederauftreten von Gliedmaassen während der Crustaceen-Metamorphose Gesagte. Desgleichen wurde für die Milben (pag. 630) erwähnt, dass bei ihnen eine theilweise Zerstörung und ein Neuaufbau der inneren Organe stattfindet. Wenn der Unterschied in der larvalen und imaginalen Gestalt eines Organs ein sehr bedeutender ist, so kann der letztere Entwicklungsmodus sogar als Vereinfachung des Entwicklungsganges erscheinen. Für die Insecten bedeutet derselbe jedenfalls eine beträchtliche Vervollkommnung, da die Uebergangsstadien zwischen der larvalen und imaginalen Form eines Organs offenbar — als keiner der beiden Lebensweisen vollkommen entsprechend — von geringerer Functionsfähigkeit sein mussten, weshalb die Verlegung und Zusammendrängung derselben in ein Ruhestadium von Wichtigkeit für die Erhaltung der Individuen war.

Obgleich es bereits durch Swammerdam bekannt geworden war, dass die Flügelanlagen schon unter der Haut der Larve der holometabolen Insecten zu erkennen seien, so verdanken wir doch eine genauere Erkenntniss der mit der Verpuppung in Zusammenhang stehenden Umwandlungen erst den grundlegenden Untersuchungen Weismann's (No. 129), welche sich mit der Entwicklung der Dipteren beschäftigten. Dem Umstande, dass auch die späteren Untersucher dieser Verhältnisse, unter denen vor Allem Ganin, Viallanes, Künkel d'Herkulais, Kowalevsky (No. 112) und Van Rees (No. 121) genannt seien, sich an dieselben Objecte gehalten haben, ist es zuzuschreiben, dass wir in erster Linie über die Umwandlungsvorgänge in der Puppe der Musciden orientirt sind. An diese wird sich unsere Schilderung denn auch in erster Linie zu halten haben. Da aber, wie man leicht erkennen kann, bei den Musciden die complicirtesten und abgeleitetsten Verhältnisse der Entwicklung vorliegen, so werden wir vielfach die einfacheren Bildungsvorgänge bei den übrigen Holometabolen, wie sie für die Nematoceren (Corethra), Hymenopteren, Lepidopteren durch Weismann, Ganin, Dewitz u. A. bekannt geworden sind, zum Ausgangspunkte zu nehmen haben. Es muss erwähnt werden, dass unsere Kenntnisse über das in Rede stehende Gebiet vielfach noch ungemein lückenhafte sind und nur in den Hauptzügen als gesichert betrachtet werden können. Vor Allem fehlt uns der genaue Nachweis, inwieweit die für die Musciden bekannt

gewordenen Verhältnisse der inneren Umbildung auch für die übrigen Insectengruppen Geltung haben, wenngleich es als wahrscheinlich betrachtet werden muss, dass in der Puppe der Lepidopteren, Hymenopteren und vielleicht auch der Coleopteren ganz ähnliche Umwandlungsvorgänge ablaufen.

Wir trennen die hierher gehörigen Entwicklungsprocesse in eine Betrachtung der Entwicklung der äusseren Körperform und der Anlage der inneren Organe des Imagostadiums.

A. Entwicklung der äusseren Körperform.

Die Körpergestaltung des Imagostadiums findet sich bereits in der Puppe vollständig angelegt, so dass der Uebergang von der Puppe zur Imago nur mit einer Entfaltung und Erhärtung der bereits vorhandenen Theile verbunden ist. Es geht hieraus hervor, dass die Körperform der Imago bereits in den letzten Larvenstadien vorbereitet wird und bei der Puppenhäutung (dem Uebergang zur Puppe) zur vollkommenen Ausbildung gelangt.

In den meisten Fällen handelt es sich bei dem Uebergang von der Larvengestalt zur Imagoform vorwiegend um eine Umbildung bereits vorhandener Theile, während Neuanlagen nur in beschränkterer Weise participiren. So gehen beispielsweise von der Schmetterlingsraupe der Kopf sammt den Fühlern und Mundwerkzeugen, ferner die Thoraxbeinpaare direct (wenn auch in wesentlich umgeänderter Gestalt) aus der Larve in die Puppe über. Als Neuanlagen treten die zusammengesetzten Augen und die Flügelpaare auf. Letztere werden an dem Meso- und Metathorax der Larve in der Form von Imaginalscheiben (Flügelscheiben) angelegt. Ganz ähnlich verhält es sich bei sehr vielen anderen Holometabolen, bei denen der Uebergang der Larve in die Puppe im Wesentlichen auf einer Umformung bereits vorhandener Theile beruht. Einer Erwähnung bedürften hierbei ausser den eben angeführten Umwandlungen noch die Veränderungen, die sich am Abdomen geltend machen, welche zum Theil auf einem Auswachsen abdominaler Anlagen (Extremitäten?) zu äusseren Geschlechtstheilen (Legestachel, Giftstachel, vgl. oben pag. 797 ff.), zum Theil auf einer scheinbaren Verringerung der Segmentzahl beruhen. Letztere kann in einer Verschmelzung einzelner Abdominalsegmente oder in der Vereinigung des ersten Abdominalsegmentes mit dem Metathorax (Hymenopteren) ihre Ursache haben, oder aber auf eine Umwandlung der hintersten Körpersegmente in einen fernrohrartig eingezogenen Genitalanhang (Legeröhre, Ruthe) zurückzuführen sein.

In jenen Fällen, in welchen die Larven fusslos sind, wie dies bei den Dipteren, vielen Hymenopteren und manchen Käferlarven der Fall ist, werden auch die Beine des Imagostadiums als Neubildungen in der Form von Imaginalscheiben (Beinscheiben) angelegt.

Als Beispiel einer solchen verhältnissmässig einfachen Metamorphose mag uns die durch Weismann (No. 130) genauer bekannt gewordene Umwandlung von Corethra dienen. Die Larve von Corethra gehört zu den eucephalen Fliegenlarven. Der Kopf des ausgebildeten Insects ist demnach hier schon in der Larve angelegt und geht unter gewissen Umformungen seiner Theile direct in die Puppe über. Ja, sogar — und

dies ist eine unter den Holometabolen seltene Ausnahme — das zusammengesetzte Auge findet sich bereits in der Larve vor. Dagegen müssen die Thoraxbeinpaare, die Flügel und die Schwinger aus Neuanlagen entwickelt werden. Demgemäss finden wir an dem vor der Verpuppung stehenden, letzten Larvenstadium entsprechend angeordnete Imaginalscheiben vor. Jedes Thoraxsegment weist deren vier auf: zwei ventrale und zwei dorsale (vgl. *ba* und *fa* in Fig. 525). Die ventralen (*ba*) werden zu den Beinpaaren. Von den dorsalen (*fa*) Paaren wandelt sich das des Mesothorax in die Flügel, das des Metathorax in die Halteren um, während aus der entsprechenden Anlage des Prothorax bei Corethra der stigmentragende Dorsalfortsatz der Puppe, bei Simulia dagegen ein Büschel von Tracheenkiemen hervorgeht. Betrachten wir eine solche als Imaginalscheibe bezeichnete Gliedmaassenanlage näher, so sehen wir, dass die Gliedmaasse selbst ganz, wie überall sonst, und wie es beispielsweise auch bei den Hemimetabolen der Fall ist, als Ausstülpung der Körperoberfläche angelegt wird. Der einzige Unterschied, der sich hier bemerkbar macht, ist, dass die Gliedmaassenanlage als Ganzes unter das Niveau der Körperoberfläche versenkt erscheint. Sie wird im Grunde einer Einstülpung angelegt, wie wir dies für die Kopf- und Rumpfscheiben an der Pilidiumlarve der Nemertinen (pag. 144) und für die Anlage der Unterfläche des Seeigelkörpers am Pluteus (pag. 229) kennen gelernt haben. Solche Beispiele der Anlage wichtiger imaginaler Körperparthien im eingestülpten Zustande liessen sich noch leicht beliebig vermehren. So findet sich die Körperwandung des Primärzooeciums der ectoprocten Bryozoen in der Larve (als Saugnapf und Mantelhöhle) im eingestülpten Zustande etc. Das Lumen der Einstülpung, in welcher die Gliedmaassen von Corethra (und der übrigen Holometabolen) angelegt werden, wurde von Van Rees als peripodale Höhlung und die dieselbe nach Aussen begrenzende Scheide, welche natürlich mit der Hypodermis des Körpers in continuirlichem Zusammenhange steht, als peripodale Membran bezeichnet.

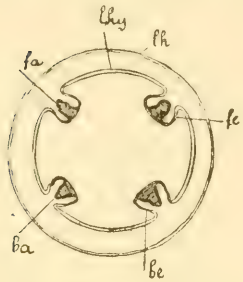


Fig. 525. Schema eines Querschnittes durch ein Thoraxsegment der Corethralarve (aus Lang's Lehrbuch).

ba Beinanlage, *fa* Flügelanlage, *be* und *fe* peripodale Einsenkung, *thy* Larvenhypodermis, *th* Chitincuticula der Larve.

Wir müssen annehmen, dass sich an der Gliedmaassenanlage vom ersten Anfange an ein ectodermaler und ein mesodermaler Antheil betheiligen, welche sich von den entsprechenden Keimblättern der Larve ableiten. Auf diese Verhältnisse werden wir unten bei Besprechung der Musciden (pag. 866) zurückkommen. Das Ectoderm der Gliedmaassenanlage steht mit der peripodalen Membran und durch dieselbe mit der Hypodermis in continuirlicher Verbindung. Weismann war geneigt, die im Innern der Extremitätenanlage sich entwickelnden Organe (Tracheen, Muskeln etc.) von einer Wucherung des Neurilemms eines an die Imaginalscheibe von Innen herantretenden Nerven abzuleiten. Denn an die Innenfläche der Imaginalscheiben treten frühzeitig zum Theil Nerven, zum Theil Tracheenverästelungen heran.

Wenn die Extremitätenanlagen sich vergrössern, so wird die peripodale Membran entsprechend gedehnt, während die Extremität im Inneren derselben eine mehr oder weniger eingekrümmte Lagerung gewinnt. Dem-

zufolge erscheinen die Flügelanlagen gefältelt, die Beinanlagen bei Corethra spiralig eingedreht etc. Die Entfaltung der Extremitätenanlagen geht in der Weise vor sich, dass dieselben einfach aus der Einstülpung, in welcher sie bisher geborgen waren, herausrücken. Während auf diese Weise die Extremität allmählich frei wird, verstreicht die peripodale Einsenkung immer mehr, so dass schliesslich die peripodale Membran völlig in das Niveau der übrigen Hypodermis aufgenommen erscheint, deren Theil sie von nun an bildet, während der Insertionspunkt der Extremität sich fürderhin nicht mehr in einer Vertiefung befindet.

Die inneren Organe der Corethra scheinen während der Metamorphose im Verhältniss zu den übrigen Holometabolen nur ganz geringfügige Verwandlung zu erfahren. Von jener weitgreifenden Zerstörung mit nachfolgender Regeneration, welche für die Musciden genau bekannt geworden ist, ist bei Corethra nichts zu beobachten. Es verdient allerdings erwähnt zu werden, dass nach Kowalevsky (No. 112) an dem Mitteldarm von Corethra eine Abstossung des larvalen und Ausbildung des imaginalen Epithels in der gleichen Weise stattfindet, wie dies weiter unten für Musca beschrieben werden soll. Die meisten Larvenorgane gehen direct in das Puppen- und Imagostadium über; auch die Musculatur bleibt unverändert, während die Muskeln der Extremitäten und die Flügelmuskeln neu angelegt werden. Letztere entstehen nach Weismann in dem letzten Larvenstadium aus Zellsträngen, welche bereits im Embryo angelegt worden sind.

Wenn wir betrachten, wie geringfügig die inneren Umwandlungen während der Metamorphose der Tipuliden, für welche uns Corethra als Beispiel diente, sind, so werden wir kaum daran zweifeln, dass wir hier Verhältnisse vorliegen haben, welche den Uebergang zwischen der unvollkommenen und vollkommenen Verwandlungsweise darstellen. Hierfür spricht unter Anderm auch die kurze Dauer des Puppenstadiums und die freie Beweglichkeit desselben, sowie auch die frühzeitige Anlage des zusammengesetzten Auges, ein Charakter, welchen Corethra mit den Hemimetabolen gemein hat.

Es ist hier der Ort, auf die Entwicklung des Flügels, welche besonders für die Lepidopteren durch Semper (No. 126), Landois (No. 114), Pankritius (No. 120) und C. Schäffer (No. 124a) bekannt geworden ist, genauer einzugehen. Die Flügel werden, wie die übrigen Extremitätenanlagen als einfache Hypodermisausstülpungen innerhalb einer peripodalen Einsenkung angelegt. Sie stellen demnach zunächst eine einfache Hypodermisfalte dar, an deren Insertionsstelle von innen eigenthümliche Bildungen des Fettkörpers und des Tracheensystems herantreten. Als mit dem Fettkörper zusammenhängend erweisen sich Anhäufungen kleiner Zellen, welche von Schäffer als Blutbildungsheerde gedeutet wurden. Von den an die Flügelanlage herantretenden Tracheen dagegen entwickelt sich ein dichter Knäuel feinster Tracheen, welche als intracelluläre Bildungen im Innern einzelner grosser Matrixzellen sich entwickeln (Landois, Schäffer). Diese Tracheenknäuel werden nach dem Uebergang in das Puppenstadium rückgebildet. Dagegen entwickeln sich grössere Tracheenverästelungen, welche in den Flügel eindringen und die Grundlage für die Ausbildung des Flügelgeäders abgeben. Bei dem Uebergang der Raupe in die Puppe werden die Flügelanlagen aus der peripodalen Höhlung herausgestülpt. Es ist dies eine Wirkung vermehrten Blutdruckes. Die Flügelanlagen stellen sich deshalb als mit Blut gefüllte, im Innern Tracheenverästelungen enthaltende Bläschen dar. Später jedoch legen sich die der oberen und unteren Fläche des Flügels entsprechenden Blätter dicht aneinander und verwachsen, so dass nun nur jene

von den Tracheenverästelungen eingenommenen Stellen für die Blutflüssigkeit durchgängig bleiben und sich zum Adernetz des Flügels umbilden. In späteren Stadien sind im Innern der Adern keine Tracheen mehr aufzufinden. Sie werden rückgebildet und nach Weismann bei Musca aus den Adern in den Thorax zurückgezogen. Dagegen verbleibt in den Adern ein von Semper bei Lepidopteren aufgefundener, in früheren Stadien die Tracheen begleitender Strang, welchen wir als Rippenstrang bezeichnen wollen (Flügelrippen Semper's). Dieser Rippenstrang stellt ein tracheenähnliches Rohr dar, welches aus einer äusseren Matrix und einer inneren Intima besteht, von welcher bäumchenartige Fortsätze in das Lumen vorragen. Das Centrum des Lumens ist von einem längsgestreiften Strang (Secretmasse?) eingenommen. Schäffer konnte den Zusammenhang dieser Rippenstränge, welche am ausgebildeten Thiere nur mehr in der basalen Hälfte des Flügels nachweisbar sind und zur Stütze des Flügels dienen sollen, mit dem Tracheensystem nachweisen. Es dürften demnach umgewandelte Tracheen sein. Ausserdem finden sich in den Flügeladern noch Nervenstämme.

Die Cuticula des Flügels, welche erst ziemlich spät auftritt, wird an der Oberfläche der Adern beträchtlich verdickt. Von Interesse ist die Art, wie die Verschmelzung der beiden Hypodermislamellen des Flügels sich vollzieht. Es entwickelt sich an der Innenfläche der Hypodermis jederseits eine „Grundmembran", während die Hypodermiszellen selbst sich pfeilerartig umbilden. Die beiden Grundmembranen legen sich dicht aneinander, verschmelzen und gehen schliesslich zu Grunde, so dass im ausgebildeten Flügel die Hypodermispfeiler sich durch die ganze Dicke des Flügels continuirlich erstrecken.

Es ist hier der Platz, zu erwähnen, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen der Adolph'schen Theorie des Flügelgeäders ungünstig gegenüberstehen. Nach dieser letzteren werden die Adern des fertigen Flügels als Convex- und Concavadern unterschieden, welche ihrem Ursprunge nach einander gegenüberstehen sollten, indem nur die Concavadern aus Tracheen hervorgingen, während die Convexadern sich aus Zellsträngen entwickelten, in welche erst secundär Tracheen sich hineinerstrecken können. Das System der Convex- und Concavadern stehe sich ursprünglich gesondert gegenüber. Es wurde jedoch von Brauer und Redtenbacher (No. 101) für Odonaten, von Grassi für den Termitenflügel und neuerdings von Haase (No. 108) für Lepidopteren der Nachweis erbracht, dass die Verästelungen eines und desselben Tracheenstammes sich zum Theil in Convex- und zum Theil in Concavadern umbilden können, wodurch die Voraussetzung jener Theorie hinfällig wird. In ähnlich ungünstigem Sinne spricht sich auch Van Bemmelen (No. 99) aus, welcher die schon von Fr. Müller (No. 118) an Nymphaliden gemachte Beobachtung bestätigte, dass das Adersystem an den eben verpuppten Schmetterlingspuppen sich im Einzelnen von dem der ausgebildeten Form unterscheidet. Es kommt demnach den Beobachtungen über die Entwicklung des Adersystems eine gewisse phylogenetische Bedeutung zu.

Die Haare und Schuppen des Schmetterlingsflügels werden aus einzelnen Hypodermiszellen (Haar- und Schuppenmutterzellen) als Ausstülpungen angelegt (Semper). Die charakteristische, definitive Zeichnung entwickelt sich erst nach Differenzirung der Schuppen. Doch muss erwähnt werden, dass nach Van Bemmelen der definitiven Zeichnung eine transitorische vorhergeht, welche sich von der definitiven wesentlich unterscheidet, aber mit dieser doch einige Züge gemein hat.

Viel complicirteren Entwicklungsvorgängen begegnen wir in der Gruppe der Museiden. Hier entstehen zwar die Bein- und Flügel-

anlagen in ganz ähnlicher Weise, wie wir dies bei Corethra beobachtet haben. Doch erscheint bei den Musciden die ganze Imaginalanlage weit in's Innere des Körpers verlegt, die peripodale Höhle erscheint geschlossen und die peripodale Membran steht blos vermittelst eines zarten, fadenähnlichen Stieles mit der Hypodermis in Verbindung (Fig. 526 *A*, *is*, Fig. 527 *A*, *st*). Diese Verbindungsstränge, welche bereits von Dewitz[1] (Nr. 102) gekannt und ihrer Bedeutung nach vollkommen richtig aufgefaßt worden waren, zeigen in ihrem Inneren, wie Van Rees (No. 121), welcher diese Bildungen neuerdings genauer studirte, nachwies, ein feines Lumen. Wenngleich die erste Entwicklung der Imaginalscheiben im Embryo der Musciden noch immer unbekannt ist, so werden wir doch nicht irre gehen, wenn wir sie, ebenso wie die Imaginalscheiben von Corethra, auf Hypodermiseinstülpungen zurückführen. Wir müssen dann die erwähnte, stielähnliche Verbindung als den langausgezogenen Hals dieser Einstülpung betrachten.

Im Uebrigen verläuft die Entwicklung der Extremitäten (Fig. 526) ganz so, wie wir sie für Corethra geschildert haben. Die Beinanlagen vergrössern sich und zeigen frühzeitig die ersten Spuren der späteren Gliederung. Sie erscheinen in der peripodalen Höhle derartig verpackt, dass die einzelnen Glieder der Extremität „wie die Ringe eines einschiebbaren Reisebechers" (nach dem treffenden Ausdruck von Van Rees) ineinander geschoben erscheinen. Die Ausstülpung der ausgebildeten Extremitätenanlage, welche am ersten Tage nach dem Beginn der Verpuppung erfolgt, geht in der Weise vor sich, dass der Stiel der Imaginalscheibe (Fig. 526 *B*, 527 *B*) sich verkürzt und sein Lumen sich erweitert, so dass die Extremität schliesslich, wie bei Corethra, durch die weitgeöffnete Mündung der peripodalen Einstülpung nach aussen tritt (Fig. 526 *C*, 528 *A*). Während gleichzeitig die letztere allmählich völlig verstreicht, wird die peripodale Membran zur Bildung einer verdickten Hypodermisparthie in der nächsten Umgebung der Gliedmaassen-Insertionsstelle verwendet und von diesen verdickten Hypodermisparthien geht, wie wir unten (pag. 869 ff.) sehen werden, die Bildung der Hypodermis des ganzen imaginalen Thorax aus, während die Hypodermis der Larve zerstört wird.

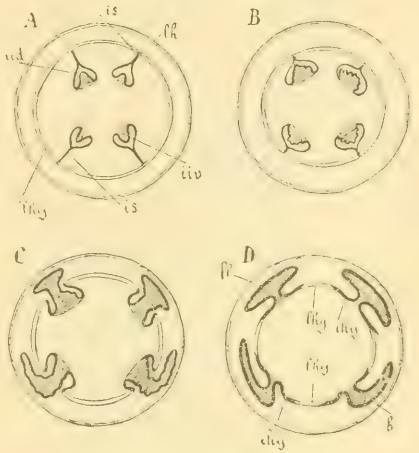


Fig. 526. Schematische Querschnitte durch die Larve und Puppe von Musca, zur Darstellung der Entwicklung der Flügel, Beine und der imaginalen Hypodermis (aus Lang's Lehrbuch).

b Beinanlagen, *fl* Flügelanlagen, *ihy* imaginale Hypodermis, sich bei *D* von der Basis der Imaginalscheiben her ausbreitend, *iid* Imaginalscheiben der Flügel, *iiv* Imaginalscheiben der Beine, *is* Verbindungsstränge mit der Hypodermis, *lh* Chitinhaut der Larve, *lhy* larvale Hypodermis (durch zwei dünne parallele Contouren angedeutet, während die imaginale Hypodermis ganz schwarz gehalten ist).

[1] Auch Künkel d'Herkulais (No. 113) hat diese Stränge bereits gekannt.

Wir müssen hier die Frage nach der ersten Entstehung der mesodermalen Antheile der Extremitätenanlage berühren. Man kann an den Imaginalscheiben ausgewachsener Muscidenlarven stets eine deutliche Trennung zwischen einem ectodermalen und einem inneren, mesodermalen Antheil unterscheiden. Ganin (No. 107) leitet den mesodermalen Antheil durch eine Art Differenzirung und Abspaltung der innersten Schichten des ectodermalen Antheils ab, und Van Rees hat sich dieser Auffassung im Allgemeinen angeschlossen. Kowalevsky (No. 112) dagegen nähert sich der Auffassung, dass der mesodermale Antheil der Imaginalscheiben von embryonalen Zellen des Mesoderms herzuleiten sei. Er findet im Mesoderm unter der Hypodermis der Larve zerstreute sog. Wanderzellen (pag. 870, Fig. 530 *A*, *w*), welche von den Leucocyten im Aussehen verschieden sind und die Elemente darstellen, von denen die Bildung des mesodermalen Theils der Imaginalanlagen ausgeht. Kowalevsky ist geneigt, für jedes Segment eigene imaginale Anlagen des Mesoderms zu supponiren, welche aber so zart und indifferent seien, dass

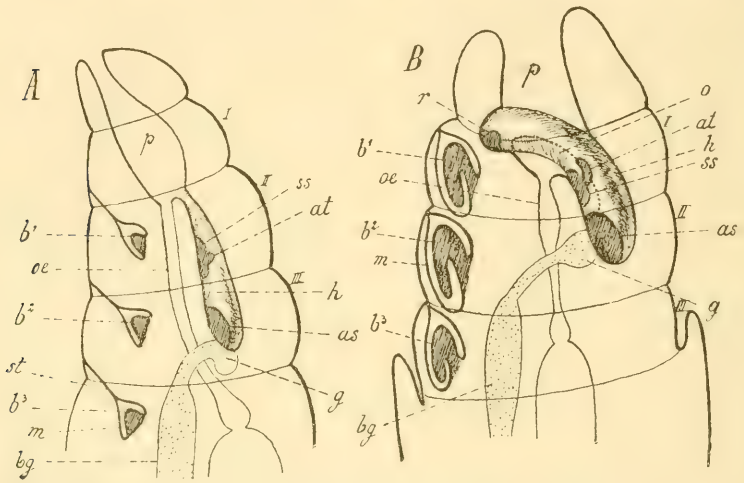


Fig. 527. Schematische Darstellung der Lage der Imaginalscheiben in der Larve (*A*) und Puppe (*B*) von Musca (im Anschlusse an Van Rees). Die Flügelanlagen sind weggelassen.

as Augenscheiben, *at* Antennenanlage, b^1, b^2. b^3 Anlage des ersten, zweiten, dritten Thoraxbeinpaares, *bg* Bauchganglienkette, *g* Gehirn, *h* sog. „Hirnanhang", *m* peripodale Membran, *o* Mündung des Hirnanhangs in den Pharynx, *oe* Oesophagus, *p.* sog. „Pharynx", *r* Rüsselanlagen, *ss* Stirnscheiben, *st* stielförmige Verbindung der peripodalen Membran mit der Hypodermis, *I*, *II*, *III*, erstes, zweites, drittes Thoraxsegment.

wir dieselben in den ersten Stadien ihres Bestehens nicht auffinden. Von diesen Imaginalanlagen des Mesoderms würden sich die obenerwähnten Wanderzellen des Mesoderms herleiten, um erst secundär mit den Imaginalscheiben in Verbindung zu treten.

Complicirte und trotz der Darstellungen von Weismann (No. 129), Van Rees (No. 121) und Kowalevsky (No. 112) noch immer schwer zu verstehende Verhältnisse liegen der Entwicklung des Kopfabschnittes der Musciden zu Grunde. Wir müssen hier daran erinnern, dass an den Muscidenlarven der Kopfabschnitt nur in äusserst rudimentärer Form vorliegt. Von den zwölf Segmenten, aus denen die kegelförmige Muscidenlarve

sich zusammensetzt, entspricht nur das vorderste, kleinste dem Kopfabschnitte. Die Kleinheit dieses Abschnittes ist zum Theil auch dem Umstande zuzuschreiben, dass ein beträchtlicher Theil des Kopfes hier nur in eingezogenem Zustande vorliegt. Denn, wie aus den Untersuchungen von Weismann hervorgeht, werden in den letzten Embryonalstadien der Vorderkopf, die Mandibeln und die ganze den Mund umgebende Kopfregion eingestülpt und stellen dann jene Einsenkung (Fig. 527 *p*) dar, in welcher sich sehr bald das für die Muscidenlarven charakteristische Hakengerüst entwickelt. Man hat diese eingestülpte Parthie des Kopfes, in deren Grunde nun der Oesophagus mündet, mit dem nicht ganz glücklich gewählten Namen Schlundkopf oder Pharynx bezeichnet und muss sich gegenwärtig halten, dass der darunter verstandene Hohlraum nicht dem Darmcanal zugehört. Es ist ein eingestülpter Kopfabschnitt, und die Bildung des Imagokopfes beruht zum grössten Theile nur auf der Wiederausstülpung dieser Region.

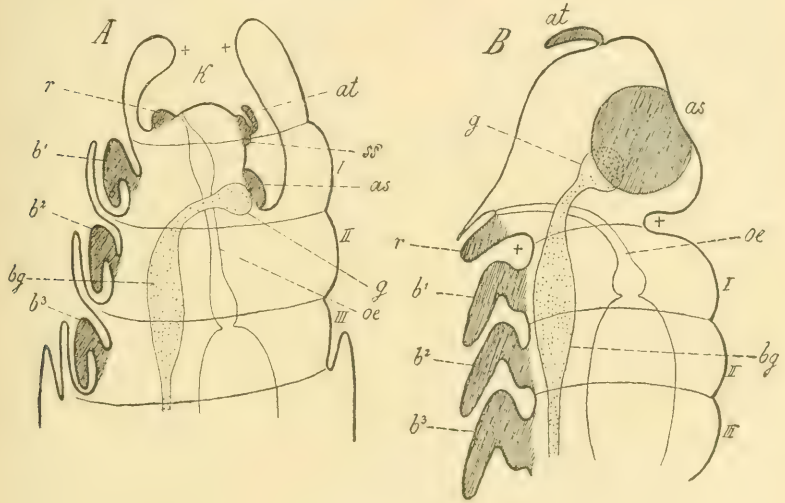


Fig. 528. Schematische Darstellung der Umwandlungen in der Puppe von Musca vor dem Ausschlüpfen (im Anschlusse an Kowalevsky und Van Rees). Die Flügelanlagen sind nicht eingezeichnet.

as Augenscheiben, *at* Antennenanlage, b^1, b^2, b^3 Anlage des ersten, zweiten, dritten Thoraxbeinpaares, *bg* Bauchganglienkette, *g* Gehirn, *k* Kopfblase (aus der Vereinigung des Pharynx mit den Hirnanhängen hervorgegangen), *oe* Oesophagus, *r* Rüsselanlagen, *ss* Stirnscheiben, *I, II, III,* erstes, zweites, drittes Thoraxsegment.

Die ersten Anlagen der wichtigsten Theile des Kopfes (Augen, Antennen, Stirn) finden sich in den jüngsten Larven in der Form paariger, im Thorax befindlicher, den Gehirnhälften dicht anliegender (daher von Weismann als Hirnanhänge bezeichneter) Zellmassen, welche nach vorne wahrscheinlich von ihrem ersten Ursprunge an mit dem Schlundkopf zusammenhängen und welche als förmliche Imaginalscheiben des Kopfes bezeichnet werden können. Dieselben präsentiren sich in späteren Stadien sehr bald in der Form langgestreckter, an ihrem hinteren Ende erweiterter Säcke (Fig. 527 *A* und *B*, *h*) und sind wohl auch ihrem Ursprunge nach als Ausstülpungen des Schlundkopfes aufzufassen. Sehr bald treten in der Wand dieser sackförmigen „Hirnanhänge" Epithel-

verdickungen auf, in denen sich die Anlagen bestimmter Theile des Kopfes erkennen lassen. So stellt eine scheibenförmige Verdickung im hinteren erweiterten Theile der „Hirnanhänge" die Anlagen des zusammengesetzten Auges dar, welche demnach als „Augenscheiben" bezeichnet werden (*as*). An der basalen Fläche der Augenscheiben findet sich eine nervöse Ausbreitung, welche durch einen Nerven mit dem oberen Schlundganglion in Zusammenhang steht. Dieser Nerv wird zum Nervus opticus des ausgebildeten Thieres, während das Ganglion opticum sich von dem Gehirne deutlicher absondert. Im vorderen, mehr cylindrischen oder schlauchförmigen Theile der „Hirnanhänge" finden wir die Stirnscheiben (*ss*), an denen bald die Antennenanlage (*at*) in ganz derselben Weise hervorsprosst, wie die Beinanlagen am Grunde der ihnen den Ursprung gebenden Imaginalscheiben.

Ursprünglich (Fig. 527 *A*) liegen die „Hirnanhänge" ziemlich weit hinten und zwar in dem Thorax der Larve, so dass sie den hintersten Theil der Wand des Schlundkopfes mit dem vordersten Abschnitte des Gehirnes, welchen sie pilzhutförmig umfassen, in Verbindung setzen. Später jedoch, nach der Verpuppung, rücken sie sammt dem Centralnervensystem weiter nach vorne (Fig. 527 *B*), wobei sie (wenn wir die Schilderung von Weismann und Van Rees richtig verstanden haben) den Schlundkopf mit ihren vorderen, etwas ventralwärts eingekrümmten Enden seitlich umfassen. Gleichzeitig etablirt sich jedoch eine sich immer mehr und mehr erweiternde Communication (Fig. 527 *B*, *o*) zwischen den Hirnanhängen und dem Schlundkopf, welche in der Form seitlicher Schlundspalten sich bald in der ganzen Länge der „Hirnanhänge" ausdehnt. Dadurch fliessen die Lumina der Hirnanhänge und des Schlundkopfes so vollständig zusammen, dass beide bald nur mehr eine einheitliche Blase, die „Kopfblase", darstellen (Fig. 528 *k*). Die Wände der Kopfblase sind nichts Anderes, als die spätere Kopfwand und lassen bereits die wichtigsten Theile derselben (Antennen, Augen, Rüsselanlagen) erkennen. Es fehlt nur, dass die Kopfblase durch die Ausmündung des Schlundkopfes (+ +) nach Aussen umgestülpt wird, um den Kopf der Puppe vollständig fertig zu erhalten. Bei dieser Ausstülpung der in eingestülptem Zustande angelegten Theile wird die frühere Mündung des Schlundkopfes zum Halsabschnitt (Fig. 528 *B* + +), durch welchen Kopf und Thorax jetzt verbunden sind (Van Rees). Die Ursache für die Vorstülpung der Kopfblase, welche Weismann direct beobachten konnte, scheint in einer durch Zusammenziehung der hinteren Körpertheile bewirkten Vermehrung des inneren Druckes gelegen zu sein. Entsprechend der Conformation des auf diese Weise zur Entwicklung gekommenen Imagokopfes muss der Oesophagus von nun an einen mit seinem vorderen Ende ventralwärts eingekrümmten Verlauf nehmen.

Wir haben oben (pag. 867) darauf hingewiesen, dass der sog. Schlundkopf nichts Anderes ist, als ein eingestülpter Theil der äusseren Oberfläche des Larvenkopfes. Die „Hirnanhänge" werden wir als Divertikel dieser Einstülpung aufzufassen haben, in denen die einzelnen Theile des Kopfes in eingestülptem Zustande angelegt werden. Sie lassen sich demnach den Anlagen der Thoraxgliedmaassen durchaus vergleichen. Alle diese „Imaginalscheiben" werden wir ihrem Ursprunge nach auf eingestülpte Theile der äusseren Körperoberfläche zurückzuführen haben. Mit dieser Auffassung lässt sich die Angabe Graber's (No. 28) schwer in Uebereinstimmung bringen, welcher an einem späteren Embryonalstadium von Calliphora

die Anlagen der Imaginalscheiben als einfache im Inneren des Körpers liegende Epithelplatten beobachtete. Da Graber die vorhergehenden und nachfolgenden Entwicklungsstadien ununtersucht liess, so können wir diese Angabe nur als ein schwer verständliches Factum anführen und müssen die Aufklärung dieser Verhältnisse späteren Untersuchungen anheimstellen.

B. Entwicklung der inneren Organe des Imagostadiums.

Wir haben schon oben (pag. 859) erwähnt, dass die meisten Organe der Muscidenlarven (und das Gleiche gilt wohl für die meisten Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren und Hymenopteren) unter Einwirkung der Blutkörperchen (Leucocyten) einem Zerfall anheimfallen, und dass der Wiederaufbau derselben von bestimmten, embryonalen Zellgruppen, den Imaginalscheiben, ausgeht. Zerfall und Wiederaufbau finden während des Puppenstadiums in der Weise statt, dass vielfach während des Ablaufs dieser Processe die Continuität des Organs nicht gestört erscheint. Dieser Verwandlung sind vor Allem unterlegen: die Hypodermis, der Darmcanal, die Muskeln, der Fettkörper und die Speicheldrüsen. Die Umwandlung des Tracheensystems scheint nur zum Theil hierher zu rechnen zu sein, zum anderen Theil aber als einfache Regeneration durch Theilung der Zellen zu verlaufen. Geringeren Veränderungen sind das Herz, das Centralnervensystem und die Geschlechtsanlage unterlegen. Wir gehen zur specielleren Schilderung der Veränderungen der einzelnen Organe über.

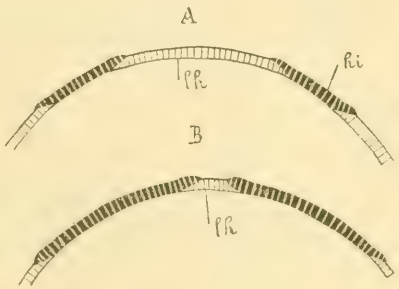


Fig. 529. Schematische Darstellung der Bildung der imaginalen Hypodermis am Abdomen der Musciden (aus Lang's Lehrbuch).
hi Imaginalscheiben der Hypodermis, *lh* larvale Hypodermis.

Hypodermis.

Die Hypodermis des Imagostadiums entsteht durch eine Ausbreitung des ectodermalen Antheils der Imaginalscheiben. Wir haben dies für den Thorax schon oben (pag. 865) erwähnt. Während die Gliedmaassen des Thorax in der Puppe allmählich ihre Ausbildung erlangen, breitet sich von der Insertionsstelle derselben eine aus zahlreichen, kleinen Zellen bestehende Hypodermisschicht, welche ihrem Ursprunge nach wohl auf die peripodale Membran zurückgeführt werden muss, an der Oberfläche des Puppenthorax immer mehr und mehr aus, während gleichzeitig der Bereich der aus grossen Zellen bestehenden Larvenhypodermis dementsprechend immer mehr eingeengt erscheint. Dabei kriechen die flachen Ränder der neugebildeten Hypodermis (Fig. 529 *hi*, 530 *i*) in den Spalt zwischen der oberflächlichen Cuticula und der larvalen Hypodermis (Fig. 530 *h*) hinein, so dass an diesen Stellen die dem Untergang entgegengehende alte Hypodermis an der Innenseite der neugebildeten Epithelschicht zu liegen kommt (vgl. Fig. 530 *B*). Man ersieht hieraus, dass während des Ersatzes der alten Hypodermis durch die neue die Continuität des oberflächlichen Epithels nirgends unterbrochen erscheint.

Da die Ränder der beiden Hypodermis-Arten sich decken, findet sich nirgends eine von Epithel entblösste Stelle der Körperoberfläche. Die Auflösung der Larvenhypodermis vollzieht sich unter dem Einflusse der Leucocyten (Fig. 530 *k*), welche sich an die im Zerfall begriffenen Hypodermiszellen herandrängen, den Inhalt derselben bruchstückweise in sich aufnehmen und sich mit solchen Fragmenten der Hypodermiszellen und ihrer Kerne derartig anfüllen, dass sie, da die aufgenommenen Bruchstücke die Gestalt rundlicher Körnchen annehmen, mit dem von Weismann eingeführten Ausdrucke Körnchenkugeln bezeichnet werden können. Die Körnchenkugeln, welche die Leibeshöhle der späteren Puppenstadien in reichlichem Maasse erfüllen, sind demnach nichts Anderes als Leucocyten (Blutkörperchen), welche Gewebstrümmer des untergehenden Larvenkörpers in ihr Inneres aufgenommen haben. Hierbei ist zu bemerken, dass der Zerfall der Larvengewebe nicht etwa einem

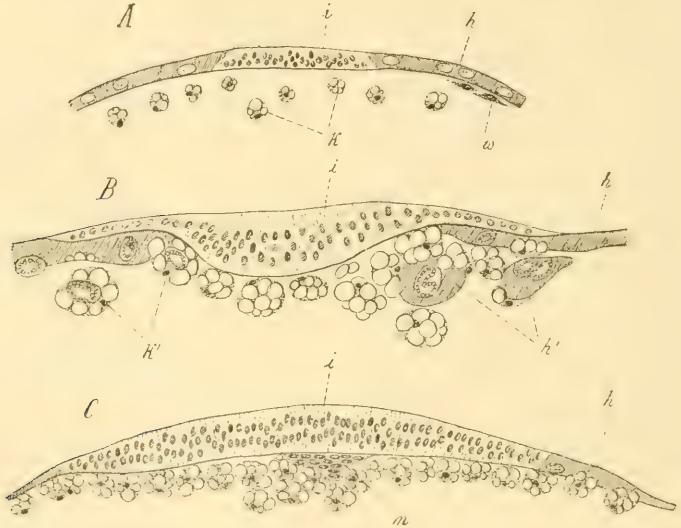


Fig. 530. Schnitte durch abdominale Imaginalscheiben der Hypodermis von Musca (nach Kowalevsky).

A aus der Larve, *B* und *C* aus der Puppe.

h Larvenhypodermis, *h'* abgetrennte Stücke derselben, von Phagocyten angegriffen, *i* Imaginalscheibe, *k* Phagocyten mit aufgenommenen Zelltrümmern (sog. Körnchenzellen), *k'* Phagocyten mit Hypodermiskernen im Inneren, *m* Mesodermanlage der Imaginalscheibe, *w* Wanderzellen.

vorhergehenden Absterben der Zellen zuzuschreiben ist, sondern er ist das Resultat der Einwirkung der Leucocyten auf jene in ihrer Lebensfähigkeit abgeschwächten, aber noch lebenden Gewebe. Während vollkommen lebenskräftige Gewebe, z. B. das der Imaginalscheiben, dem Angriffe der Leucocyten widerstehen, werden die weniger lebensfähigen Larvengewebe durch den Angriff der Leucocyten in Fragmente zertheilt und von den letzteren einfach aufgefressen und verdaut. Diese Processe lassen sich am besten an dem Untergang der Musculatur der Larve verfolgen. Der Untergang der meisten Larvenorgane beruht demnach auf der den amœboiden Blutkörperchen zukommende Fähigkeit der

Nahrungsaufnahme und der intracellulären Verdauung, auf welche besonders durch Metschnikoff (No. 116, 117) hingewiesen wurde, welcher entsprechend dieser Bedeutung der Blutkörperchen dieselben als sog. Phagocyten in Anspruch genommen hat.

In gleicher Weise, wie im Thorax, vollzieht sich die Neubildung der Hypodermis im Kopfe und auch im Abdomen. Denn auch in letzterem Körperabschnitte finden sich, wie zuerst Ganin (No. 107) nachgewiesen hat, in jedem der acht Segmente, aus denen das Abdomen der Larve besteht, vier kleinzellige Inselchen, Imaginalscheiben (Fig. 529 *hi*, 530 *i*), von denen die Neubildung der Hypodermis ausgeht. Neuerdings hat Van Rees an den Abdominalsegmenten noch ein weiteres Paar kleiner Imaginalscheiben aufgefunden. Die dem letzten Körpersegmente zukommenden vier Imaginalscheiben umstehen dicht aneinander gedrängt die Afteröffnung (Fig. 531 *ims*) und nehmen an der Bildung des Hinterdarms Theil, indem sie die Anlage der Rectaltasche und der Rectalpapillen liefern. Diesem Segmente scheinen auch weiter noch die zwei Paare imaginaler Genitalanlagen (Anlagen der äusseren Geschlechtsorgane) zuzukommen, welche von Künkel d'Herculais (No. 113) für Volucella nachgewiesen worden sind.

Es muss erwähnt werden, dass sich an der Innenfläche der abdominalen Imaginalscheiben ganz ebenso wie an denen des Thorax eine Zellansammlung des definitiven Mesoderms (Fig. 530 *C*, *m*) vorfindet, von welcher die Entwicklung der Mesodermgebilde des Abdomens ihren Ausgangspunkt nimmt. Diese Mesodermansammlung wird ihrer Entstehung nach von Kowalevsky — wie bereits oben (pag. 866) erwähnt wurde — auf die sog. Wanderzellen (Fig. 530 *A*, *w*) zurückgeführt, während die früheren Autoren geneigt waren, sie durch Delamination von dem Ectoderm der Imaginalscheiben abstammen zu lassen.

Die neugebildete Hypodermis breitet sich sehr rasch über die Oberfläche des Körpers aus, sodass die den einzelnen Imaginalscheiben entsprechenden Hypodermisfelder bald untereinander zusammenfliessen. Gleichzeitig mit dieser Vervollständigung der definitiven Epithelschicht wird die larvale Hypodermis von den Phagocyten völlig zerstört.

Musculatur.

Einem ganz ähnlichen Zerstörungsprocess durch Phagocyten, wie wir ihn oben für die Larvenhypodermis geschildert haben, unterliegt der grösste Theil (oder die gesammte Menge?) der Larvenmusculatur, und zwar ist die Auflösung der Muskel der erste Process, welcher sich in der Puppe geltend macht. Es war schon Weismann bekannt, dass die Muskel der vordersten Körpersegmente zuerst von der Zerstörung befallen werden. Ueberdies eilen die Muskel der oberflächlichen Schichten denen der tieferen Lagen in dem Zerfall voraus.

Der Zerfall der Larvenmuskel vollzieht sich in der Weise, dass eine grössere Anzahl amœboider Blutkörperchen, welche sich an der Oberfläche des Muskelbündels angesammelt hatten, das Sarcolemm durchdringen und in das Innere der Muskelsubstanz einwandern, indem sie in Spalten eindringen, welche sich in derselben entwickeln. Man hat oft den Eindruck, dass durch plattenförmige, vordringende Fortsätze der Leucocyten entsprechende Parthien aus der Muskelsubstanz förmlich herausgeschnitten werden. Auf diese Weise zerfällt der Muskel in eine Anzahl sich bald

abrundender Partikel, welche sofort in das Innere der Leucocyten aufgenommen werden. Es ist dann aus dem Muskel eine Ansammlung von Körnchenkugeln geworden, welche sich schliesslich von einander entfernen und in der Leibeshöhle der Puppe zerstreuen. Auf gleiche Weise, wie die Muskelsubstanz, werden auch die Muskelkerne von den Phagocyten aufgenommen und verdaut.

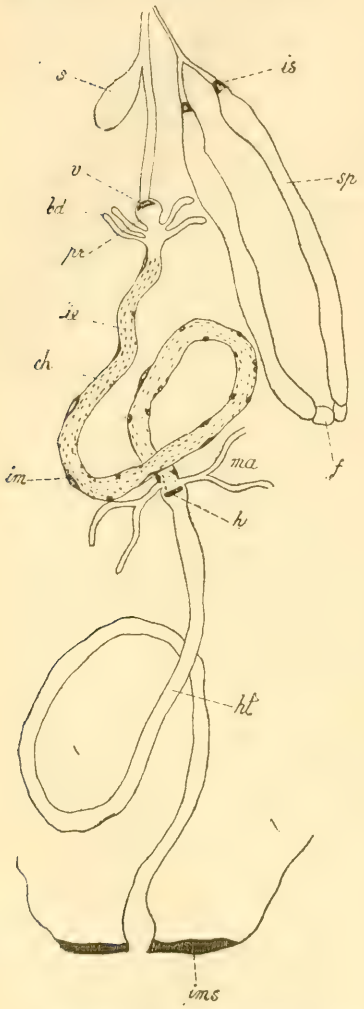


Fig. 531. Verdauungstract einer Muscidenlarve mit eingezeichneten Imaginalanlagen (nach Kowalevsky).

bd Blindschläuche des Chylusdarmes, *ch* Chylus-Mitteldarm, *f* Fettzellen an der Spitze der Speicheldrüsen, *h* Hinterdarmimaginalring, *ht* Hinterdarm, *ie* Imaginalzellen des Mitteldarmepithels, *im* Imaginalzellen der Mitteldarmmuscularis, *ims* hintere, abdominale Imaginalscheibe, *is* Imaginalringe der Speicheldrüsen, *ma* Malpighi'sche Gefässe, *pr* Proventriculus, *s* Saugmagen, *sp* Speicheldrüsen, *v* Vorderdarmimaginalring.

Hinsichtlich des Details der Auflösung der Larvenmuskel durch Phagocyten, welche schon durch Metschnikoff und Ganin vermuthungsweise vorausgesagt wurde, stimmen die Angaben von Van Rees und Kowalevsky vollständig überein. Nach Van Rees sollen nicht sämmtliche Muskel der Larve dieser Zerstörung anheimfallen. Gewisse dorsal gelegene Gruppen der schrägverlaufenden äusseren Muskelschicht des zweiten Thoraxsegmentes bleiben erhalten, um, nach tiefgreifenden, inneren Umwandlungen, welche in einer Vermehrung der Muskelkerne und einer Umordnung der Muskelsubstanz bestehen, in die Flügelmuskel der ausgebildeten Form überzugehen. Diese Art des Uebergangs von Larvenmuskeln in Imagomuskel muss als eine sehr merkwürdige erscheinen; doch lassen die Schilderungen Van Rees' kaum einen Zweifel an der Richtigkeit dieser Beobachtung aufkommen.

Im Allgemeinen vollzieht sich die Bildung der imaginalen Muskelgruppen von dem definitiven Mesoderm aus, welches von dem Mesoderm der Imaginalscheiben (Fig. 530 *C, m*) herstammt, und über dessen erste Entstehung wir oben (pag. 866 und 871) das bisher Bekannte erwähnt haben.

Darmcanal.

Aehnlich wie bei der Hypodermis geht die Zerstörung des larvalen Darmes und der Aufbau des definitiven Organes aus einzelnen Imaginalscheiben derart Hand in Hand, dass die Continuität nirgends unterbrochen erscheint. Die Kenntniss der Imaginalscheiben des Darmcanals geht auf Ganin (No. 107) zurück. Neuerdings haben Kowalevsky (No. 112)

und Van Rees (Nr. 121) die Entwicklung des Darmcanals ausführlich geschildert.

Die Imaginalscheiben des in der Puppe sehr verkürzten Darmes finden sich am Mitteldarm in der Form zahlreicher zerstreuter, inselförmiger Zellgruppen (Fig. 531 *ie*), am Vorderdarm und Hinterdarm in Gestalt je eines Ringes (*v* und *h*) von vermehrungsfähigem, imaginalem Gewebe. Der Imaginalring des Vorderdarms (*v*) liegt im Bereiche des sog. Proventriculus (*pr.*, vgl. Fig. 533 *im*), während der des Hinterdarms dicht hinter der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe zu suchen ist. Die Regeneration dieser beiden Theile des Darmcanals vollzieht sich nicht ausschliesslich von diesen zwei Ringen aus, sondern es betheiligen sich daran auch noch die Imaginalanlagen der angrenzenden Parthien der Körperoberfläche. So scheint es, dass die vorderste Parthie des Oesophagus von den Imaginalscheiben in der Umgebung des Mundes geliefert wird, während die den Anus umgebenden Imaginalscheiben des achten Abdominalsegmentes (Fig. 531 *ims*) durch Einstülpung die Rectaltasche sammt den Rectalpapillen erzeugen.

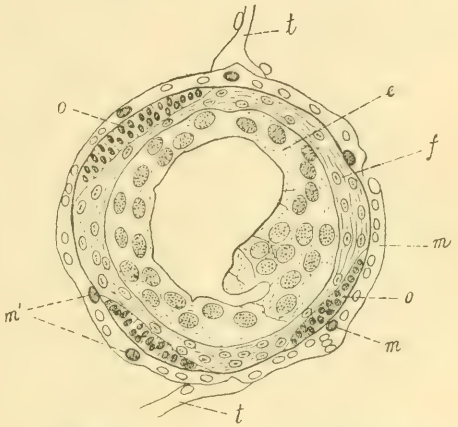


Fig. 532. Querschnitt durch den Mitteldarm einer Muscidenpuppe (nach Kowalevsky).

e abgestossenes und degenerirendes Epithel des Larvendarmes, *f* um dasselbe neugebildete Zellschicht, *m* Muscularis, *m'* Imaginalzellen der Muscularis, *o* Imaginalscheiben des Mitteldarmepithels, *t* Tracheenstämmchen.

Die Ausbildung des definitiven Mitteldarms geht in der Weise vor sich, dass die inselförmigen Imaginalscheiben sich unter beträchtlicher Zellvermehrung an der äusseren oder basalen Fläche des larvalen Mitteldarmepithels ausbreiten (Fig. 532 *o*), bis sie sich erreichen und verschmelzen, wodurch die Wand des imaginalen Darmes gebildet erscheint. Es wird gleichzeitig das gesammte larvale Mitteldarmepithel *(e)* nach Innen abgestossen und bildet, von einer Schicht kleiner, vielleicht den Imaginalscheiben entstammender Zellen *(f)*, sowie von einer Gallerthülle umgeben, den sog. gelben Körper, welcher bis zu seinem Zerfall im Puppendarme liegen bleibt. Die larvale Muscularis *(m)* blieb intact, so lange der imaginale Mitteldarm noch nicht vollständig entwickelt war, dann wird sie von Phagocyten angefallen und zerstört. Die definitive Muskelschicht entwickelt sich aus einzelnen, der Aussenfläche der Imaginalscheiben anliegenden Zellen (Fig. 531 *im*, 532 m^1), welche als besondere Imaginalzellen der Darmmuscularis bezeichnet werden müssen.

Die Umwandlung des Vorderdarms wird durch eine Rückbildung des Proventriculus und des Saugmagens eingeleitet. Der Proventriculus (Fig. 533 *pr*), welcher aus einer als Intussusceptio zu bezeichnenden Ringfalte des Vorderdarms gebildet erscheint, geht zurück, indem diese Faltenbildung sich ausglättet. Auch der Saugmagen wird in ähnlicher Weise rückgebildet, indem er immer mehr und mehr in den Oesophagus zurückgeht, so dass an Stelle des ursprünglichen Divertikels nur mehr

eine Erweiterung des Oesophaguslumens zurückbleibt. Gleichzeitig wird dieser Theil des Darms von Phagocyten angefallen und zerstört, während die zerstörten Parthien durch die allmählich sich ausdehnenden imaginalen Theile der Wand ersetzt werden. Der Imaginalring des Vorderdarms (Fig. 533 *im*), welcher — nach Kowalevsky — die Bildung eines grossen Theiles des definitiven Oesophagus übernimmt, schliesst sich an seinem hinteren Ende, so dass die Communication mit dem Mitteldarm unterbrochen erscheint.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei der Umbildung des Enddarms. Auch hier breitet sich der Imaginalring zur Bildung eines Rohres aus, welches, indem es die Einmündungsstellen der Malpighi'schen Gefässe umwächst, sich gegen den Mitteldarm zu schliesst, während es nach hinten mit dem in Zerfall begriffenen larvalen Enddarm in Communication steht. In ähnlicher Weise wird das Territorium des larvalen Enddarms durch ein von den in der Umgebung der Afteröffnung befindlichen Imaginalscheiben gebildetes, von hinten einwachsendes imaginales Rohr eingeengt, bis schliesslich, wenn der gesammte larvale Enddarm in Körnchenzellen umgewandelt ist, die beiden imaginalen Abschnitte des Rohres einander bis zur Berührung genähert erscheinen.

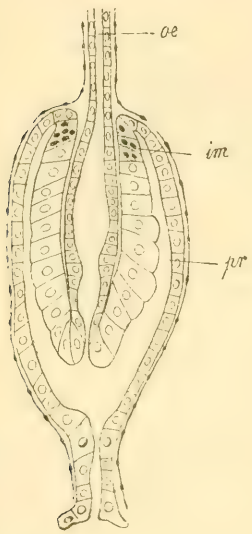


Fig. 533. Längsschnitt durch den Proventriculus einer Muscidenlarve (nach Kowalevsky).

im Vorderdarmimaginalring, *oe* Oesophagus, *pr* Proventriculus.

Wir sind hier im Wesentlichen den Angaben Kowalevsky's gefolgt. Nach Van Rees nehmen an dem Aufbau des Vorder- und Enddarms nicht bloss die genannten Imaginalscheiben Theil, sonderns es vollzieht sich gleichzeitig eine Regeneration des larvalen Epithels, welches demnach nur zum Theil zerstört wird, zum anderen Theil dagegen eine mehrfache Theilung seiner Zellen und eine Einfügung dieser verjüngten Stellen in die Continuität des imaginalen Vorderdarms erleidet.

Die Speicheldrüsen der Larve (Fig. 531 *sp*) werden vollständig durch Phagocyten zerstört. Es erfolgt die Neubildung dieser Drüsen von Imaginalscheiben (Fig. 531 *is*) aus, welche nach Kowalevsky einen am vorderen Ende des Drüsenschlauches gelegenen Ring darstellen (vgl. die Angaben von Schiemenz No. 125).

Welcher Art die Umwandlungen sind, welche die Malpighi'schen Gefässe durchzumachen haben, ist aus den bisherigen Angaben noch nicht genau zu ersehen. Nach Van Rees möchte hier mehrfach eine Regeneration von Larvenzellen durch Theilung, andererseits aber auch ein Zerfall dieser Elemente in Frage kommen.

Die oben geschilderte Art der Umbildung des Darmcanals scheint unter den holometabolen Insecten ungemein verbreitet. Sie wurde nicht nur für Dipteren, sondern auch für Lepidopteren (Kowalevsky, Frenzel), Coleopteren (Ganin) und Hymenopteren (Ganin) beobachtet. Die Abstreifung des Mitteldarmepithels wurde von Kowalevsky auch bei Corethra, Culex und Chironomus vorgefunden.

Tracheensystem.

Dass das Tracheensystem während der Metamorphose wichtigen Umwandlungen unterworfen ist, geht schon aus der gänzlich verschiedenen Gestalt hervor, welche dasselbe in der Larve, Puppe und Imago aufweist. Es sei hier nur daran erinnert, dass die Larve der Musciden durch ein am hinteren Körperende gelegenes (durchgängiges) Stigmenpaar athmet, die Puppe durch ein dem Prothorax zukommendes, während der Imago sechs Stigmenpaare (am Meso- und Metathorax, sowie an vier Abdominalsegmenten) zukommen. Unzweifelhaft sind in der Larve und Puppe die übrigen Stigmen in einem für Luft undurchgängigen Zustande vorhanden. Diese Stigmenäste, sowie einige andere bereits von Weismann angegebene Stellen des Tracheensystems scheinen nach Van Rees als Imaginalscheiben für die Regeneration der Tracheenmatrix zu functioniren, während vielfach auch eine Regeneration dieses Epithels durch einfache, wiederholte Theilung der Zellen zu erkennen ist. Die Auflösung der der Rückbildung anheimfallenden Theile des Tracheensystems vollzieht sich unter dem Einfluss der Phagocyten in der bereits bekannten Weise.

Nervensystem.

Die centralen Theile des Nervensystems gehen direct aus der Larve in das Imagostadium über, wenngleich sie beträchtlichen Veränderungen der Form und Lagerung unterlegen sind. Gleichzeitig sollten sich an ihnen (nach Weismann) gewisse histiologische Umwandlungen abspielen, welche als Histiolyse bezeichnet wurden. Es sollte hierbei ein Zerfall und Wiederaufbau der Gewebe im Inneren des in seiner Continuität erhalten bleibenden Organes sich abspielen. Neuerdings hat man jedoch vielfach den Zerfall der Gewebe in der Puppe überhaupt als Histiolyse bezeichnet.

Wenig aufgeklärt ist bisher die Frage nach den Umwandlungen des peripheren Nervensystems. Wenn es bei dem Untergang der Larvenmuskeln als wahrscheinlich bezeichnet werden muss, dass auch die motorischen Nerven zum Theil einer Degeneration anheimfallen, so liegen für die zu den Extremitäten ziehenden Nerven die Verhältnisse insofern anders, als dieselben sich schon in der Larve in der Gestalt von Nervensträngen, welche die Imaginalscheiben mit dem Centralnervensystem in Verbindung setzen, erkennen lassen. Diese Stränge werden nach Van Rees aus der Larve in die Puppe und Imago übernommen, so dass mit der weiteren Ausbildung der Extremitätenanlage nur der distale Theil des zugehörigen Nerven als Neubildung angelegt wird.

Fettkörper.

Auch der Fettkörper der Larve wird durch die Thätigkeit der Leucocyten in der für die übrigen Gewebe geschilderten Weise zerstört. Die Neubildung des Fettkörpers scheint von dem Mesoderm der Imaginalscheiben auszugehen. Möglicherweise kommen auch die von Schäffer als Blutbildungsherde in Anspruch genommenen Anhäufungen embryonaler Zellen für die Regeneration des Fettkörpers in Betracht. Jedenfalls werden wir denselben von mesodermalem Gewebe abzuleiten haben. Wenn Wielowiejski den Fettkörper von Corethra aus einer unter der Hypodermis gelegenen Zellschicht der Larve entstehen sah, so liegt noch

keine Nöthigung vor, diese Beobachtung in einer für die Ansichten Schäffer's günstigen Weise zu deuten, welcher sich überzeugt zu haben glaubt, dass bei Musca der Fettkörper der Larve zum Theil von der Hypodermis, zum Theil von der Tracheenmatrix, also von ectodermalem Gewebe sich herleitet.

Definitives Schicksal der Leucocyten.

Wir haben gesehen, dass die Ausbildung der Organe der Imago überall da von den Imaginalscheiben ausging, wo dieselben nicht direct aus der Larve in die Puppe übernommen wurden. Die Leucocyten, deren Zahl in der Puppe ungemein vermehrt ist, nehmen an dem Aufbau der Gewebe (wie man dies früher glaubte) keinen directen Antheil. Ihre Bedeutung scheint darin zu liegen, dass sie die dem Untergang geweihten Larvenorgane zerstören, deren Bestandtheile in sich aufnehmen und verdauen und vermöge ihrer Locomotionsfähigkeit den neuwachsenden Organen Nahrungspartikelchen zuführen. Welchem Schicksale gehen diese Elemente entgegen, nachdem die Entwicklungsprocesse in der Puppe zum Abschlusse gekommen sind? Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass ein Theil der sog. Körnchenzellen wieder zu gewöhnlichen Blutkörperchen umgewandelt wird. Ein anderer und, wie es scheint, beträchtlicher Antheil unterliegt der Degeneration. Es werden schliesslich die Leucocyten selbst als Nährmaterial für die neugebildeten Gewebe verwendet. Von Interesse ist nach dieser Richtung die Beobachtung von Van Rees, dass zum Schlusse zahlreiche Leucocyten in die neugebildete Hypodermis einwandern und daselbst, in Spalten zwischen den Hypodermiszellen gelegen, der Degeneration anheimfallen.

Allgemeines über die Entwicklung der Imago in der Puppe.

Wir haben gesehen, dass die Entwicklung des Körpers der Imago von einzelnen, schon in der Larve vorhandenen und im Embryonalleben angelegten Bildungsherden (Imaginalscheiben) ausgeht, und haben solche Imaginalscheiben für die einzelnen Theile des Kopfes, für die Extremitäten, für die Hypodermis des Abdomens und für die verschiedenen Parthien des Darmcanals kennen gelernt. Wir haben gesehen, dass die Ausbildung der mesodermalen Organe der Imago (Muskeln, Bindegewebe, Fettkörper) von einem mesodermalen Antheil der Imaginalscheiben ausgeht, dessen erste Entstehung allerdings noch ziemlich dunkel ist. Gleichzeitig mit dem Aufbau der imaginalen Organe vollzieht sich unter dem Einflusse der Leucocyten der Zerfall der Larvenorgane. Beide Processe (Zerfall und Regeneration) gehen derart Hand in Hand, dass der Zusammenhang der betreffenden Organe in den meisten Fällen vollkommen gewahrt bleibt, indem der vollständige Zerfall erst nach Ausbildung des definitiven Organs eintritt. Hiervon ist die Musculatur der Larve ausgenommen, welche sehr frühzeitig dem Zerfalle anheimgegeben wird.

Zum Schlusse sei noch darauf hingewiesen, dass die scharfe Trennung von Larven-, Puppen- und Imagostadien nur im Hinblick auf die Zustände der äusseren Körperoberfläche, wie sie durch aufeinander folgende Häutungen auseinander hervorgehen, begründet erscheint. Die Vorgänge der inneren Entwicklung dagegen stellen sich als eine ganz continuirliche Reihe von Umbildungen dar, welche jene scharfe Sonderung nicht erkennen lassen. Immerhin werden wir aber im grossen Ganzen die Formen des Larven-, Puppen- und Imagozustandes nach den ihnen zukommenden Lebensaufgaben auseinanderhalten können.

III. Parthenogenese, Pädogenese, Heterogonie.

Es muss hier in Kurzem darauf hingewiesen werden, dass verschiedentlich bei den Insecten die Fähigkeit, unbefruchtete Eier auf parthenogenetischem Wege zur Entwicklung zu bringen, beobachtet worden ist. Die Parthenogenese kann hier entweder nur gelegentlich auftreten (z. B. bei manchen Lepidopteren, Bombyx, Liparis), oder aber den Werth eines fixirten Vorganges im Bereiche des Entwicklungscyclus gewinnen. So werden beispielsweise bei den staatenbildenden Wespen und Bienen die Männchen aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern erzeugt. Das Gleiche wurde bei Ameisen, sowie bei Nematus ventricosus und anderen Blattwespen beobachtet, während bei anderen Tenthrediniden aus den unbefruchteten Eiern nur Weibchen hervorgehen. Ebenso scheinen bei den Lepidopteren in der Regel Weibchen aus den parthenogenetisch entwickelten Eiern hervorzugehen. So wurde z. B. bei Psyche und Solenobia die Aufeinanderfolge zahlreicher parthenogenetischer Generationen beobachtet, während die Männchen nur selten angetroffen werden. Aehnlich verhält sich Apatania unter den Trichopteren (nach Klapalek). Zu einem cyclischen Wechsel zwischen parthenogenetischen Weibchen und andersgestalteten zweigeschlechtigen Formen (demnach zu einer echten Heterogonie) kommt es bei gewissen Cynipiden. So entwickelt sich nach Adler und Lichtenstein in den Gallen einer als Spathegaster baccarum bekannten Form eine andersgestaltete als Neuroteres ventricularis bezeichnete Wespe, von welcher nur parthenogenetische Weibchen bekannt sind. Aus den in besonders gestalteten Gallen sich entwickelnden unbefruchteten Eiern geht wieder die als Spathegaster bezeichnete Geschlechtsgeneration hervor.

Mit der Möglichkeit, aus unbefruchteten Eiern eine Nachkommenschaft zu erzielen, steht in Zusammenhang die Verlegung der Fortpflanzung in frühe Entwicklungsstadien (Paedogenese). So kann nach v. Grimm eine Chironomusart ihre Eier bereits als Puppe ablegen, während andere Dipteren (Cecidomyia) sich bereits als Larven parthenogenetisch und vivipar fortpflanzen. Als Paedogenese muss auch zum Theil die parthenogenetische Fortpflanzung der Aphiden betrachtet werden, bei denen der Fall eintreten kann, dass der parthenogenetisch erzeugte Embryo bereits wieder trächtig ist.

In dem bestimmt normirten Wechsel parthenogenetisch sich fortpflanzender und zweigeschlechtiger Generationen, welche sich durch gewisse Merkmale des Körperbaues unterscheiden, erscheint die Heterogonie der Pflanzenläuse (Phytophthires) begründet. Bei den Aphiden entwickelt sich aus dem überwinternden, befruchteten Winterei im Frühjahr eine parthenogenetisch und vivipar sich fortpflanzende Generation, als deren Nachkommen im Frühjahr und Sommer eine Reihe von parthenogenetisch und vivipar sich vermehrenden Generationen folgt, deren Individuen häufig geflügelt sind, aber auch der Flügel entbehren können. Den Schluss dieser Reihe von Generationen macht die gegen den Herbst auftretende Generation der Sexuparen, deren parthenogenetisch und vivipar erzeugte Nachkommenschaft aus in der Regel geflügelten Männchen und ungeflügelten Weibchen besteht. Nach vollzogener Copulation legt das Weibchen das befruchtete Winterei ab, aus welchem im nächsten

Frühjahre die erste parthenogenesirende Generation hervorgehen soll. Bei den Pemphiginen besteht die geschlechtliche Generation aus sehr kleinen ungeflügelten Männchen und Weibchen, welche, wie die der Chermetiden des Rüssels und Darmcanals entbehren. Unter gewissen Verhältnissen scheinen jedoch auch einzelne Individuen der parthenogenetischen Generationen überwintern zu können, um im Frühjahre einer neuen Entwicklungsreihe den Ursprung zu geben. Auf ähnliche Weise kommt es vielfach bei den Pflanzenläusen zur Entwicklung paralleler Reihen des Generationscyclus (Dreyfuss No. 137).

Eine weitere Complication in dem Entwicklungscyclus der Aphiden ergiebt sich aus den — wie es scheint — häufig vorkommenden Wanderungen von einer Pflanze zur andern. Vielfach unternimmt eine geflügelte parthenogenetische Generation eine Wanderung nach einem Zwischenwirth, um sich daselbst fortzupflanzen und in einer späteren Generation nach der Stammpflanze zurückzukehren. Diese wandernden Generationen, auf deren Vorkommen Lichtenstein vielfach hingewiesen hat, wurden von Blochmann (No. 135) als Emigrantes, Alienicolae und Remigrantes unterschieden. So geht beispielsweise bei Pemphigus terebinthi nach Derbès aus dem befruchteten Ei eine ungeflügelte parthenogenetische Generation (I) hervor, welche eine weitere mit Flügeln versehene Generation (II, Emigrantes) erzeugt. Diese verlässt den bisherigen Standort und producirt eine dritte Generation (III, Remigrantes = Sexuparen), welche, nachdem sie überwintert hat, zu dem ursprünglichen Wirthe zurückkehrt und die — wie bereits oben erwähnt — kleinen, mund-, darm- und flügellosen Geschlechtsthiere (IV, Sexuales) erzeugt. Der Generationscyclus von Pemphigus terebinthi ist dadurch interessant, dass die Geschlechtsgeneration nicht — wie dies meist der Fall ist — im Herbste auftritt, sondern im Frühlinge von überwinternden parthenogenetischen Formen producirt wird.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei den Aphiden, finden sich auch bei den in neuerer Zeit vielfach studirten Chermetiden. Als Hauptunterschied ergiebt sich, dass hier auch die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier stets abgelegt werden und nicht, wie bei den Aphiden, im Mutterleibe ihre Embryonalentwicklung durchlaufen. Bei Phylloxera quercus kommt nach den Beobachtungen von Lichtenstein aus dem auf Quercus coccifera abgelegten Winterei eine Mutterlaus (Fundatrix), welche auf parthenogenetischem Wege eine geflügelte, parthenogenesirende Generation (Emigrantes) erzeugt, die nach den Blättern von Quercus pedunculata und pubescens überwandert. Dort folgen nun mehrere ungeflügelte Generationen (Alienicolae), welche sich parthenogenetisch fortpflanzen und schliesslich mit der Erzeugung der geflügelten Sexuparen die Rückwanderung auf Quercus coccifera ermöglichen. Dort geht aus den von den Sexuparen gelegten Eiern die flügellose, des Rüssels und Darmcanals entbehrende Geschlechtsgeneration hervor, welche das befruchtete Winterei ablegt. Bei der Reblaus (Phylloxera vastatrix) wandert das aus dem unter der Rinde des Stammes abgelegten Winterei sich entwickelnde Junge an die Wurzel, um dort mehreren aufeinander folgenden Generationen von ungeflügelten Wurzelläusen, welche die Wurzelnodositäten erzeugen, den Ursprung zu geben. Die Reihe dieser Generationen schliesst mit der Production geflügelter Sexuparen, welche am Stamm nach aufwärts wandern und umherschwärmen. Auch diese Formen sind parthenogenetisch. Aus ihren nach dem Geschlechte des zu entwickelnden Embryos verschieden

grossen Eiern geht die Generation der rüssel-, darm- und flügellosen Geschlechtsthiere hervor, welche das befruchtete Winterei erzeugt. Auch in diesen Generationscyclus schieben sich Parallelreihen ein, so diejenigen der in Deutschland nicht vorkommenden, an den Blättern lebenden, ungeflügelten Gallenläuse, welche den Generationen der Wurzelläuse parallel laufen. Aehnliche zum Theil sehr complicirte und nicht völlig aufgeklärte Verhältnisse weist der Generationscyclus der Gattung Chermes auf, an dessen Erforschung sich neuerdings Blochmann (No. 134, 135), Dreyfuss (No. 137) und Cholodkowsky betheiligt haben. Bei Chermes abietis geht aus dem befruchteten Ei eine flügellose parthenogenetische Stammmutter (Fundatrix) (I) hervor, welche an der Knospenbasis der Fichte überwintert und durch ihr Anstechen die Knospe zur Galle deformirt. Die von dieser producirte Generation (II) stellt geflügelte parthenogenetische Formen dar, welche in der Galle leben, aber zum Theil nach der Lärche auswandern, und dort eine ungeflügelte, an den Nadeln lebende und unter der Rinde überwinternde Generation (III) produciren. Diese parthenogenetischen Alienicolae erzeugen im Frühjahr des folgenden Jahres (zweites Jahr des Generationscyclus) die geflügelten Remigrantes (IV) oder Sexuparen, welche nach der Fichte zurückwandern und dort die ungeflügelten Weibchen und Männchen erzeugen, aus deren befruchtetem Eie wieder eine Stammmutter (I) hervorgeht. Auch in diesen Entwicklungscyclus schiebt sich eine Parallelreihe jener Formen ein, welche die Ueberwanderung nach der Lärche nicht mitgemacht haben, sondern auf der Fichte verblieben sind.

IV. Allgemeines.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Insecten und die Myriopoden in den innigsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen. Wenn die grosse Uebereinstimmung der anatomischen Merkmale und der für die Myriopoden allerdings nur fragmentarisch bekannten Thatsachen der Entwicklungsgeschichte für die Aufstellung dieser verwandtschaftlichen Beziehungen als unzureichend betrachtet werden sollten, so ist auf das Vorhandensein der in den Symphylen (Scolopendrella Fig. 534) und Thysanuren (vgl. Campodea Fig. 535) uns vorliegenden Uebergangstypen zwischen beiden Gruppen grosses Gewicht zu legen. Es sei hier nur darauf hingewiesen, dass bei den mit den Orthopteren auf das Innigste verknüpften Thysanuren in dem Mangel der Flügel und in dem Vorhandensein der bläschenförmigen, ausstülpbaren Ventralsäcke morphologische Charaktere wiederkehren, welche den höheren Insecten fehlen, dagegen in ähnlicher Weise bei den Myriopoden sich vorfinden. Die Myriopoden hingegen stehen andererseits wieder in nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu Peripatus, so dass wir berechtigt sind, in den Onychophoren, Myriopoden und Insecten die Angehörigen einer einheitlichen phyletischen Entwicklungsreihe zu sehen, welche durch Peripatus ihren Anschluss an die hypothetische Stammform des Arthropodentypus (Protostraken) und hierdurch an die Anneliden gewinnt (vgl. oben pag. 498 sowie unten pag. 904).

Die Insecten stellen die höchste Entwicklungsstufe der oben angeführten phyletischen Reihe dar. Sie erheben sich über die Myriopoden durch die schärfere Abgrenzung der einzelnen Körperregionen, durch die Fixirung der Zahl der Körpersegmente und durch die Entwicklung eines neuen Locomotionssystemes: der Flügel.

Die Abgrenzung der drei an dem Insectenkörper zu unterscheidenden Regionen (Kopf, Brust und Abdomen) erscheint im Bereiche der Myriopoden bereits angebahnt. Auch hier finden wir einen einheitlichen, scharf abgesetzten vordersten Körperabschnitt (Kopf). Ferner lassen sich von den folgenden Rumpfsegmenten die vordersten als Thoraxabschnitt den übrigen gegenüberstellen. Es sei hier beispielsweise darauf hingewiesen, dass bei den Diplopoden die Thoraxsegmente nicht zur Bildung von Doppelsegmenten zusammentreten, wie dies bei den übrigen Rumpfsegmenten der Fall ist. Wir haben aber oben (pag. 741) schon darauf hingewiesen, dass die hier als Thorax unterschiedene Region sich nicht völlig dem

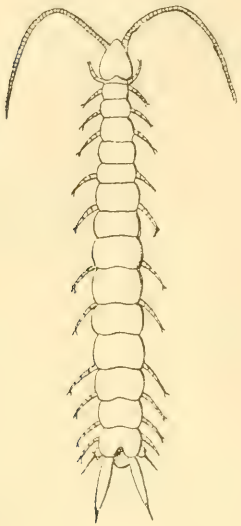


Fig. 534. Sclopendrella immaculata (nach Latzel, aus Lang's Lehrbuch).

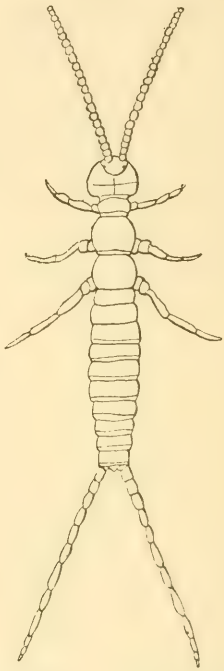


Fig. 535. Campodea staphylinus (nach Lubbock, aus Lang's Lehrbuch).

Thorax der Insecten identificiren lässt, da sich bei den Diplopoden zwischen die drei Gliedmaassen tragenden Segmente des Thorax ein gliedmaassenloses Segment einschiebt (Fig. 463, *B* und 464, pag. 739 und 742), was bei den Insecten nicht vorkommt.

Wenn nun auch die Regioneneintheilung des Körpers schon bei den Myriopoden andeutungsweise zu erkennen ist, so tritt sie doch bei den Insecten viel schärfer hervor. Besonders ist die Grenze zwischen Thorax und Abdomen viel stärker markirt. Es hängt dies mit einer zwischen beiden Regionen zur Entwicklung gekommenen Arbeitstheilung zusammen. Bei den Insecten erscheinen die wichtigsten Locomotionsorgane in der Thoraxregion concentrirt. Damit steht die grössere Festigkeit des Thorax und die Entwicklung umfangreicher Muskelmassen im Zusammenhang, während die weichere, ausdehnbare Abdominalregion zur Aufnahme fast sämmtlicher Organe der vegetativen Sphäre bestimmt ist. Wir finden

die wichtigsten Abschnitte des Darmcanals, des Respirations- und Circulationssystems, sowie die Geschlechtsorgane in diese Region verlagert.

Es muss erwähnt werden, dass die Abgrenzung der Thoraxregion von dem Abdomen bei vielen Insectenlarven äusserlich nicht so scharf hervortritt. Es hängt dies damit zusammen, dass vielfach bei den Larven dem Thorax keine so grosse Bedeutung für die Locomotion des Gesammtkörpers zukommt, wie bei den Imagines, sei es, dass auch am Abdomen Locomotionsorgane zur Entwicklung kommen (z. B. bei den Raupen), oder dass solche auch dem Thorax vollständig fehlen (madenförmige Larven). Eine genauere Untersuchung vor Allem der inneren Organe wird aber auch hier stets wichtige Unterschiede zwischen den Thoraxsegmenten und den Abdominalsegmenten erkennen lassen. Da wir sehen, dass die Scheidung von Thorax und Abdomen bereits bei den Thysanuren scharf ausgeprägt ist, so werden wir dieselbe als ein altererbtes Merkmal des Insectenstammes betrachten und jene scheinbare Verwischung dieser Grenze bei gewissen Larvenformen nur als eine secundäre Erwerbung betrachten können.

Der Verlust der Extremitäten im Bereiche der Abdominalregion ist ein wichtiges Merkmal, durch welches sich die Insecten von den Myriopoden unterscheiden. Mit Rücksicht auf die Ableitung der Insecten von dieser Gruppe oder doch von myriopodenähnlichen Formen ist es von Wichtigkeit, dass im Insectenembryo abdominale Extremitätenrudimente auftreten, welche später verschwinden (vgl. oben pag. 794 ff.). Vielfach hat man auch die bei Thysanuren am Abdomen sich findenden sog. Ventralgriffel als Extremitätenrudimente betrachtet, um so mehr als denselben bei Machilis thatsächlich locomotorische Fähigkeiten zukommen. Neuerdings ist man jedoch im Anschlusse an Haase (No. 153), gestützt auf das Vorkommen ähnlicher Griffel an den Hüften der Thoraxbeine von Machilis, sowie an den meisten Beinpaaren von Scolopendrella geneigt, in denselben bloss bewegliche Hüftsporne zu erblicken (vgl. oben pag. 798). Dagegen findet sich an dem ersten Abdominalsegment von Campodea ein echtes Extremitätenrudiment.

Während bei den Myriopoden die Zahl der Körpersegmente für die einzelnen Gattungen und Arten eine ungemein schwankende ist, erscheint sie für die Insecten in bestimmter und allgemein gültiger Weise fixirt. Stets setzt sich der Thorax aus drei Segmenten zusammen, deren jedes ein Beinpaar trägt (daher die Bezeichnung Hexapoda = Insecta). Ebenso scheint aus den embryologischen Thatsachen auf das Bestimmteste hervorzugehen, dass der abdominale Abschnitt sich überall aus zehn Rumpfsegmenten und einem dahinter folgenden Aftersegmente (Telson) zusammensetzt. Grössere Schwierigkeiten verursacht die Zählung der Segmente, welche in die Bildung des Kopfabschnittes eingegangen sind. Hier treten drei Kiefersegmente (Mandibel-, I. Maxillar- und II. Maxillarsegment) mit einem vorderen primären Kopfabschnitte zusammen. Für letzteren dürfen wir nach den Verhältnissen der Gehirnsegmentirung vielleicht eine Zusammensetzung aus drei Segmenten supponiren (vgl. oben pag. 821 ff.), während sich zwischen diesen Abschnitt und das Mandibelsegment noch ein rudimentäres sog. Vorkiefersegment einzuschieben scheint. Doch stehen wir hier hinsichtlich der Zählung der Segmente noch auf ziemlich hypothetischem Boden. Es sei erwähnt, dass die Antenne dem zweiten Gehirnsegmente angehört und durch ihre ursprünglich postorale Lagerung, sowie durch ihr Verhalten gegenüber dem zugehörigen Cölomsäckchen (bei Orthopteren) (vgl. pag. 793) sich durchaus wie eine echte Rumpfgliedmaasse verhält. Es steht dies in vollständiger

Uebereinstimmung mit dem, was wir über dieses Gliedmaassenpaar bei Peripatus und den Myriopoden kennen gelernt haben.

Eine der interessantesten Fragen in der Phylogenie der Insecten ist die nach der Entstehung der Flugwerkzeuge. Die Flügelanlagen entstehen am Meso- und Metathorax als dorsale Hautausstülpungen, in deren Innenraum später Tracheenverästelungen aufgenommen werden. Es ist von Interesse, dass ähnliche seitliche faltenförmige Verbreiterungen der Rückenplatten, welche an die ersten Flügelanlagen erinnern, auch dem Prothorax zukommen können, z. B. bei Machilis und Blatta. Am deutlichsten sind dieselben an den durch F. Müller (No. 158) bekannt gewordenen Larven von Calotermes (Fig. 536) zu erkennen, an deren jüngsten Stadien zunächst dorsale Ausstülpungen des Prothorax und Mesothorax zu erkennen sind, welche Anfangs der Tracheen entbehren. Während das vordere Paar dieser Ausstülpungen rückgebildet wird, gewinnt das hintere Paar die Tracheeneinlagerung, wodurch es in die Anlage der Vorderflügel sich umbildet, und gleichzeitig tritt am Metathorax die Anlage der Hinterflügel auf. Man hat vielfach versucht, gestützt auf die grosse Aehnlichkeit der Lage und des Baues, die Flügelanlagen und die blattförmigen Tracheenkiemen, wie sie sich an den Abdominalsegmenten der Ephemeridenlarven vorfinden (Fig. 519 *k*, pag. 850), für homodyname Bildungen zu betrachten. Dieser von Gegenbaur und Lubbock (No. 156) vertretenen Ansicht hat neuerdings noch Redtenbacher (No. 165) beigepflichtet. Auch F. Müller, der sich gegen die genannte Auffassung aussprach, ist geneigt, die ursprüngliche Function der Flügel für eine respiratorische zu halten. Diese Ansicht, welche durch den Bau der Flügelanlagen, in deren Innerem Bluträume und Tracheenverästelungen sich vorfinden, wohl gestützt erscheint, hat zur Voraussetzung, dass die geflügelten Insecten von einer im Wasser lebenden Form abstammen. Die oben angenommene phyletische Reihe, welche von Peripatus durch die Myriopoden und Thysanuren zu den Orthopteren führt, zeigt uns durchaus auf dem Lande lebende und an das Landleben angepasste Formen. Wir haben keine Ursache anzunehmen, dass in die Vorfahrenreihe der geflügelten Insecten (Pterygogenea) sich eine im Wasser lebende Ahnenform eingeschoben habe. Die Lebensweise der im Wasser vorkommenden Larvenformen der Hemimetabola werden wir, ebenso wie ihre derselben angepassten Respirationsorgane als secundär erworben betrachten dürfen. Aus den gleichen Gründen können wir der Anschauung Dohrn's nicht beitreten, welcher, in der phyletischen Reihe noch weiter zurückgehend, die Tracheenkiemen der Ephemeridenlarven, sowie die Flügelanlagen auf die Elytren der Annelidenahnen der Insecten zu beziehen geneigt ist. (Vgl. Dohrn, die Pantopoden.) Es ist darauf hinzuweisen, dass bei Peripatus sowohl, als bei den Myriopoden entsprechende Hautduplicaturen vollständig fehlen. Wir halten es daher für durchaus gerechtfertigt, wenn Grassi (No. 150) dieselben als eine Neuerwerbung im Bereiche des Insectenstammes betrachtet und sie auf abgegliederte selbstständig gewordene Faltenbildungen am Rande der Tergalplatten zurück-

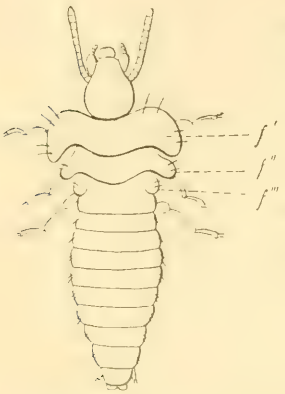


Fig. 536. Larve von Calotermes rugosus (nach F. Müller).

f' flügelförmige Anhänge des Prothorax, *f''* Anlage der Vorderflügel, *f'''* Anlage der Hinterflügel.

führt, wobei die Flügelmusculatur von dem auch in den anderen Körpersegmenten vertretenen System der Dorsoventralmuskeln herzuleiten ist. Man darf vielleicht annehmen, dass der Uebergang von der kriechenden Bewegungsweise zum Flug durch eine kletternde Bewegungsart vermittelt wurde, bei welcher einzelne Distanzen durch den Sprung zurückgelegt wurden, was zur Ausbildung fallschirmartiger Verbreiterungen der Thoraxsegmente Anlass gab. Der Uebergang von solchen, noch unbeweglichen, als Fallschirm zur Verwendung kommenden Hautduplicaturen zu abgegliederten, selbstständig thätigen Locomotionswerkzeugen erscheint uns ziemlich plausibel. Es ist vielleicht nicht ohne Bedeutung, dass die Fähigkeit, sich von der Unterlage abzuschnellen, bei den Thysanuren, Collembolen und Orthopteren verbreitet ist, und dass bei den Orthopteren (z. B. bei der Schnarrheuschrecke) die Flügel thatsächlich kaum anders, denn als Fallschirme zur Verwendung kommen. Die Beschränkung der Flügelbildungen auf den Meso- und Metathorax mag mit der Lage des Schwerpunktes des Körpers in Zusammenhang stehen. Wir betrachten mit Brauer (No. 146) die Flügellosigkeit nur im Bereiche der Apterygogenea als eine primäre Eigenschaft, während, wo bei den als Pterygogenea zusammengefassten Insectenordnungen Flügellosigkeit beobachtet wird, dieselbe als secundär erworben zu betrachten ist.

Hinsichtlich der Tracheenstigmen sei auf ihre segmentale Anordnung hingewiesen. Es scheint, dass ursprünglich jedem der drei Thoraxsegmente, sowie den acht sich anschliessenden Abdominalsegmenten je ein Stigmenpaar zukam. Wenigstens sind die durch Grassi und Haase bekannt gewordenen Verhältnisse des Respirationssystems der Thysanuren einer solchen Annahme günstig. Bei den meisten Insecten dagegen wird die Zahl der thoracalen Stigmenpaare reducirt. Dem Kopfe scheint kein echtes Stigmenpaar anzugehören. Wir haben oben (pag. 819 und 830) die Gründe auseinandergesetzt, warum wir weder die Endosceleteinstülpungen des Kopfes, noch die Speicheldrüsen für homodyname Bildungen mit den Tracheeneinsenkungen ansehen können. Dagegen sei hier darauf hingewiesen, dass für Scolopendrella (von Haase) und für Sminthurus (von Lubbock) das Vorhandensein eines dem Kopfe angehörigen Stigmenpaares behauptet worden ist.

Wir müssen noch auf das Vorhandensein der zusammengesetzten Augen (Fächer- oder Facettenaugen) als eines der Merkmale hinweisen, durch welches sich die Insecten über die Myriopoden erheben. Die ursprünglichste Augenform der Insecten ist offenbar in dem Stemma (pag. 828, Fig. 507) gegeben, dessen Bau nach Grenacher (No. 151) in einzelnen Fällen sich noch direct auf den eines einfachen Napfauges zurückführen lässt, während es in anderen Fällen durch Ausbildung einer Glaskörper- (lentigenen) Schicht zu einem zweischichtigen, complicirter gebauten Auge geworden ist (pag. 827, Fig. 506 *B*). Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir das Insectenstemma direct von den Napfaugen der Anneliden ableiten (Kennel No. 154). Das zusammengesetzte Auge dagegen scheint einer Häufung von Ocellen zu entsprechen, bei welcher die Zahl der Ocellen vermehrt wurde, während die einzelnen Ommatidien auf eine geringere Stufe der Leistungsfähigkeit herabsanken. Wir haben oben (pag. 746) gesehen, dass im Bereiche der Myriopoden eine fast geschlossene Reihe von Uebergängen zwischen dem gehäuften Punktauge und dem echten Facettenauge zu erkennen ist. Wir werden daher für das Facettenauge der Insecten diese Ableitung als eine durchaus wahrscheinliche annehmen dürfen. Ueber die Beziehungen des

Facettenauges zu den Ocellen desselben Thieres vgl. oben pag. 828. Mit Rücksicht auf die Thatsache, dass bereits Machilis Facettenaugen besitzt, werden wir die letzteren als eine ziemlich alte Erwerbung im Bereiche der Insectenahnen betrachten dürfen und werden geneigt sein, jene Fälle, in denen uns im Bereiche der Insecten (sei es bei Larven oder bei Imagines) der Mangel der Facettenaugen entgegentritt, als Folgen einer Rückbildung aufzufassen.

Zum Schlusse sei noch auf einige wichtige Momente in der Embryonalentwicklung der Insecten hingewiesen. Hier tritt uns zunächst als ein wichtiges Merkmal die Entwicklung der Embryonalhüllen entgegen. Durch diese Erwerbung erweisen sich die Insecten (ebenso wie durch die Ausbildung des Flugvermögens) als die höchstentwickelten aller Arthropoden. Demgegenüber erscheint es merkwürdig, dass die Insecten in anderen Beziehungen, besonders hinsichtlich der Art der Keimblätterbildung, offenbar sehr ursprüngliche Charaktere bewahrt haben. Der langgestreckte, die ganze Ventralseite einnehmende Blastoporus, das Vorhandensein einer deutlichen Invaginationsgastrula, welche zur Ausbildung eines Urdarmrohres führt und die Art, auf welche das Mesoderm vom Entoderm sich sondert, müssen in dieser Beziehung erwähnt werden. Hinsichtlich des letzteren Punktes sei hervorgehoben, dass die Trennung des Mesoderms vom Entoderm durch einen Process sich vollzieht, welchen man auf den der Abfaltung zurückführen kann, so dass schon Kowalevsky (No. 49) mit vollem Rechte die Keimblätterbildung der Insecten mit der von Sagitta in Vergleich gezogen hat, eine Auffassung, in welcher ihm später Rabl beigetreten ist. Es lassen sich demnach die Cölomsäcke bei den Insecten ihrer Entwicklung nach als Urdarmdivertikel betrachten. Von Interesse ist ferner die Umbildung, welche die Ursegmente in späteren Stadien erfahren, wovon wir in dem Capitel über die Entwicklung des Herzens und der Genitalorgane ausführlicher gesprochen haben.

Litteratur.

Embryonalentwicklung.

Aeltere Angaben von Herold, Köllicker, Leuckart, Rathke, Robin, Suckow und Zaddach.

1. **Ayers, H.** *On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 3. 1884.*
2. **Balbiani, E. G.** *Sur la signification des cellules polaires des Insectes. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tome 95. 1882.*
3. **Balbiani, E. G.** *Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Recueil Zool. Suisse. Tom. 2. 1885.*
4. **Barrois, J.** *Développement des Podurelles. Assoc. Franc. p. l'Avancem. des Sc. 7e Sess. 1879.*
5. **Blochmann, F.** *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morph. Jahrbuch. 12. Bd. 1887.*
6. **Bobretzky, N.** *Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insecten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*
7. **Brandt, A.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. 13. 1869.*
8. **Brandt, A.** *Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.*
9. **Brandt, Al.** *Commentare zur Keimbläschentheorie des Eies. I. Die Blastodermelemente und Dotterballen der Insecten. Arch. f. Micr. Anat. 1880. 17. Bd.*
10. **Bruce, A. T.** *Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. A memorial volume. Baltimore 1887.*

11. **Bütschli, O.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*
12. **Bütschli, O.** *Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrb. 14. Bd. 1888.*
13. **Carrière, J.** *Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. Micr. Anat. 35. Bd. 1890.*
14. **Carrière, J.** *Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. 7. Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*
15. **Carrière, J.** *Die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insectenembryonen. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.*
16. **Cholodkowsky, N.** *Ueber die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz. 11. Jahrg. 1888.*
17. **Cholodkowsky, N.** *Zur Embryologie von Blatta germanica. Zool. Anz. 13. Jahrg. 1890.*
18. **Cholodkowsky, N.** *Zur Embryologie der Hausschabe (Blatta germanica). Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
19. **Cholodkowsky, N.** *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insecten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 48. Bd. 1889.*
20. **Cholodkowsky, N.** *Ueber die Entwicklung des centralen Nervensystems bei Blatta germanica. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
20a. **Cholodkowsky, N.** *Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mem. Acad. St. Petersbourg. (7.) 38 Bd. 1891. (Uns erst nach Beendigung des Druckes dieses Heftes zugegangen.)*
21. **Dohrn, A.** *Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*
22. **Ganin, M.** *Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 19. Bd. 1869.*
23. **Ganin, M.** *Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopterenembryonen. Mém. Acad. St.-Pétersbourg (7). Tom. 14. 1870.*
24. **Graber, V.** *Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergl. Embryologie der Insecten. Arch. f. Micr. Anat. 15. Bd. 1878.*
25. **Graber, V.** *Ueber die Polypodie bei Insectenembryonen. Morph. Jahrb. 13. Bd. 1888.*
26. **Graber, V.** *Ueber die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insecten. Morph. Jahrb. 14. Bd. 1888.*
27. **Graber, V.** *Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. 55. Bd. 1888.*
28. **Graber, V.** *Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbes. der Musciden. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. 56. Bd. 1889.*
29. **Graber, V.** *Ueber den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.*
30. **Graber, V.** *Vergleichende Studien am Keimstreif der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. 57. Bd. 1890.*
31. **Graber, V.** *Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insecten. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.*
32. **Grassi, B.** *Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioenia. Scienc. Nat. Catania (3). Vol. 18. 1884.*
33. **Grassi, B.** *Breve nota intorno allo sviluppo degli Japyx. Catania 1884. auch in: I progenitori degli Insetti e dei Miriopodi. 1. L'Japyx e la Campodea. Atti Acad. Gioenia Sc. Nat. Catania (3). 19. Bd. 1885.*
34. **Hallez, P.** *Orientation de l'embryon et formation du cocon chez la Periplaneta orientalis. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 101. 1885.*
35. **Hallez, P.** *Sur la loi de l'orientation de l'embryon chez les Insectes. Compt. Rend. Tom. 103. 1886.*
36. **Hatschek, B.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 11. Bd. 1877.*
37. **Heider, K.** *Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. Abh. k. Acad. Wiss. Berlin 1885.*
38. **Heider, K.** *Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.*

39. **Henking, H.** *Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 46. Bd. 1888.*
40. **Henking, H.** *Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1888.*
41. **Hertwig, O.** *und* **R.** *Die Cœlomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.*
42. **Heymons, R.** *Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia (Blatta) germanica. Zool. Anz. 13. Jahrg. 1890.*
43. **Heymons, R.** *Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia (Blatta) germanica L. In.-Diss. Berlin 1891.*
44. **Jordan, K.** *Anatomie und Biologie der Physapoda. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*
45. **Kadyi, H.** *Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge beim Eierlegen der Blatta orientalis. Zool. Anz. 1879.*
46. **Korotneff, A.** *Entwicklung des Herzens bei Gryllotalpa. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.*
47. **Korotneff, A.** *Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*
48. **Kowalevsky, A.** *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). 16. Bd. 1871.*
49. **Kowalevsky, A.** *Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886.*
50. **Kupffer, C.** *Ueber das Faltenblatt an den Embryonen der Gattung Chironomus. Arch. Micr. Anat. 2. Bd. 1866.*
51. **Lemoine, V.** *Recherches sur le développement des Podurelles. Ass. Franç. pour l'avanc. d. Sc. Congrès de la Rochelle 1882.*
52. **Leuckart, R.** *Ueber die Micropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.*
53. **Melnikow, N.** *Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten. Arch. f. Naturg. 35. Bd. 1869.*
54. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 16. Bd. 1866.*
55. **Metschnikoff, E.** *Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 16. Bd. 1866.*
56. **Miall L. C.** *and* **Denny A.** *The structure and life-history of the cockroach (Periplaneta orientalis). London 1886. (Der Abschnitt über Embryonalentwicklung von J. Nusbaum).*
57. **Nusbaum, J.** *Vorl. Mittheilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.*
58. **Nusbaum, J.** *Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus. Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888.*
59. **Nusbaum, J.** *Zur Frage der Segmentirung des Keimstreifs und der Bauchanhänge der Insectenembryonen. Biol. Centr. 9. Bd. 1889.*
60. **Nusbaum, J.** *Zur Frage der Rückenbildung bei den Insectenembryonen. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
61. **Nusbaum, J.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten (Polnisch mit deutschem Resumé pag. 39—42). „Kosmos" Lemberg 1884. 9. Jahrg.*
62. **Nusbaum, J.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.*
63. **Nusbaum, J.** *Zur Embryologie des Meloë proscarabaeus, Marscham. (Polnisch, mit lat. Tafelerklärung) in: „Kosmos" Lemberg 1891.*
64. **Packard, A. S.** *Embryological Studies on Diplax, Perithemis and the thysanurous genus Isotoma. Mem. Peabody Academy of Science. Vol. 1. 1871.*
65. **Patten, W.** *The development of Phryganids with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884.*
66. **Patten, W.** *Studies on the eyes of Arthropods. Development of the Eyes of Vespa with Observations on the Ocelli of some Insects. Journ. of Morphol. Boston. Vol. 1.*
67. **Patten, W.** *Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Journ. of Morphol. Boston. Vol. 2. 1888.*
68. **Patten, W.** *On the Origin of Vertebrates from Arachnids. Quart. Journ. Microsc. Science (2). 31. Bd. 1890.*

69. **Pedaschenko, D.** *Sur la formation de la bandelette germinative chez Notonecta glauca (Russisch). Revue Sc. Natural. St.-Pétersbourg. 1. Ann. 1891.*
70. **Platner, G.** *Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888.*
71. **Ritter, R.** *Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*
72. **Ryder, J.** *The development of Anurida maritima Guerin. Amer. Natur. Vol. 20. 1886.*
73. **Schmidt, F.** *Die Bildung des Blastoderms und des Keimstreifs der Musciden. Sitz. Naturf. Ges. Dorpat. 8. Bd. 1889.*
74. **Schneider, A.** *Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten. Zool. Beiträge, herausg. v. A. Schneider. 1. Bd. 1883.*
75. **Selvatico, D. S.** *Sullo sviluppo embrionale dei Bombicini. Boll. Bachicoltura Ann. 8. 1881.*
76. **Sommer, A.** *Ueber Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeit. Wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*
77. **Stuhlmann, F.** *Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen, Myriopoden und Peripatus. Ber. Freib. Naturf.-Gesellsch. Bd. 1. 1886.*
78. **Tichomiroff, A.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879.*
79. **Tichomiroff, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei (Russisch). Arb. Laborat. Zool. Mus. Moskau. 1. Bd. 1882.*
80. **Tichomiroff, A.** *Ueber die Entwicklung der Calandra granaria. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
81. **Tichomirowa, O. S.** *Zur Embryologie von Chrysopa. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
82. **Uljanin, W. N.** *Beobachtungen über die Entwicklung der Poduren (Russisch). Nachr. k. Gesellsch. Freunde Naturw., Anthrop. und Ethnogr. 16. Bd. 1875.*
83. **Oulganine, W. N.** *Sur le développement des Podurelles. Arch. Zool. Expér. 4. Bd 1875 und 5. Bd. 1876.*
84. **Viallanes, H.** *Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse. Rec. Biol. du Nord de la France. Tom. 2. 1889—1890.*
85. **Voeltzkow, A.** *Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. 9. Bd. 1889.*
86. **Voeltzkow, A.** *Melolontha vulgaris, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insecten. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. 9. Bd. 1889.*
87. **Weismann, A.** *Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus sp., Musca vomitoria und Pulex Canis. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 13. Bd. 1863.*
88. **Weismann, A.** *Zur Embryologie der Insecten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864.*
89. **Weismann, A.** *Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. In: Beiträge zur Anatomie und Embryologie etc. (Festschrift für J. Henle). Bonn 1882.*
90. **Weismann, A.** *und* **Ischikawa, Ch.** *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. 3. Bd. 1887.*
91. **Wheeler, W. M.** *On the Appendages of the first Abdominal Segment of the Embryo Cockroach (Blatta germanica). Proceed. Wiscons. Acad. Science Arts and Letters. 8. Vol. 1890.*
92. **Wheeler, W. M.** *Ueber drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipterenembryonen. Z. A. 12. Jahrg. 1889.*
93. **Wheeler, W. M.** *Ueber ein eigenthümliches Organ im Locustidenembryo (Xiphidium ensiferum). Zool. Anz. 13. Bd. 1890.*
94. **Wheeler, W. M.** *Neuroblasts in the Arthropod Embryo. Journ. of Morphol. 4. Bd. 1891.*
95. **Wheeler, W. M.** *The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphol. Boston. Vol. 3. 1889.*
96. **Will, L.** *Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. 6. Bd. 1883.*
97. **Will, L.** *Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Spengel's Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. und Ont. 3. Bd. 1888.*
98. **Witlaczil, Em.** *Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 40. Bd. 1884.*

Postembryonale Entwicklung.

Ueber die Entwicklung in der Puppe vgl. ältere Angaben von Swammerdam, Herold und L. Agassiz.

99. **Bemmelen, J. F. van** *Ueber die Entwicklung von Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging (2). Deel II. Afl. 4. 1889.*

100. **Brauer, Fr.** *Die Zweiflügler des Kais. Museums zu Wien. III. Systemat. Studien auf Grundlage der Dipteren-Larven cet. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. 47. Bd.*

101. **Brauer, F.** *und* **Redtenbacher, Jos.** *Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten. Zool. Anz. 11. Jahrg. 1888.*

102. **Dewitz, H.** *Beiträge zur Kenntniss der postembryonalen Gliedmaassenbildung bei den Insecten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

103. **Dewitz, H.** *Ueber Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 25. Bd. 1875 und 28. Bd. 1877.*

104. **Dewitz, H.** *Ueber die Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren. Berl. Ent. Zeitschr. Bd. 25. 1881.*

105. **Fabre, M.** *L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloides. Ann. Scienc. Nat. (4). Vol. 7. 1857.*

106. **Frenzel, J.** *Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration. Arch. Mier. Anat. 26. Bd. 1885.*

107. **Ganin, M.** *Materialien zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insecten (Russisch). Warschau 1876. Abdruck aus den Arbeiten der V. Versammlung russischer Naturf. und Aerzte in Warschau 1876. Referat von Hoyer in: Jahresber. der Anat. und Phys. von Hoffmann und Schwalbe 5. Bd. 1876 und in: Zeitschr. f. Wiss. Zool. 28. Bd. 1877.*

108. **Haase, E.** *Zur Entwicklung der Flügelrippen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*

109. **Hurst, H.** *The post-embryonic development of a gnat (Culex). Trans. Liverpool Biol. Soc. Vol. 4. 1890.*

110. **Jakobi, A.** *Ueber die Entwicklung der Zeichnung an den Schmetterlingsflügeln. Protok. Gesellsch. Naturf. Kasan 1888/89 (Russisch).*

111. **Kowalevsky, A.** *Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zool. Anz. 8. Bd. 1885.*

112. **Kowalevsky, A.** *Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. I. Theil. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

113. **Künckel d'Herculais, J.** *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875.*

114. **Landois, H.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

115. **Lowne, B. Th.** *Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-Fly. London. Part. I 1890. Part. II 1891.*

116. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. a. d. zoolog. Inst. zu Wien. 5. Bd. 1883.*

117. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biol. Centralbl. 3. Bd. 1883.*

118. **Müller, F.** *Die Flügeladern der Schmetterlingspuppen. Kosmos. 1. Jahrg. 1877.*

119. **Pancritius, P.** *Notiz über Flügelentwicklung bei den Insecten. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.*

120. **Pancritius, P.** *Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insecten. Inaug.-Diss. Königsberg. 1884.*

121. **Rees, J. van.** *Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. 3. Bd. 1888.*

122. **Rees, J. van.** *Over de post-embryonale ontwikkeling von Musca vomitoria in: Maandblad voor Natuurwetenschappen. Juli 1885.*

123. **Rees, J. van.** *Over intra-cellulaire spijsverteering en over de beteekenis der witte bloedlichampjes. Maandblad voor Natuurwetenschappen. Jaarg. 11. 1884.*

124. **Rehberg, A.** *Ueber die Entwickelung des Insectenflügels (an Blatta germanica). Marienwerder. 1886.*

124a. **Schäffer, C.** *Beiträge zur Histologie der Insecten. Spengel's Zool. Jahrb. 3. Bd. Abth. f. Anat. 1889.*

125. **Schiemenz, P.** *Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene etc Zeitschr. f. Wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
126. **Semper, C.** *Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 8. Bd. 1857.*
127. **Verson, E.** *Der Schmetterlingsflügel und die sog. Imaginalscheiben desselben. Zool. Anz. 1890.*
128. **Viallanes, H.** *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 14. 1882.*
129. **Weismann, A.** *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 14. Bd. 1864.*
130. **Weismann, A.** *Die Metamorphose von Corethra plumicornis. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 16. Bd. 1866.*
131. **Wielowiejsky, H. v.** *Ueber den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwicklung. Zool. Anz. 6. Jahrg.*

Parthenogenese und Heterogonie.

132. **Adler, H.** *Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*
133. **Balbiani, E. G.** *Observations sur la réproduction du Phylloxera du Chêne. Ann. Sc. Nat. (5). Vol. 19. 1874.*
134. **Blochmann, F.** *Ueber die Geschlechtsgeneration von Chermes abietis L. Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887/88.*
135. **Blochmann, F.** *Ueber die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse, speciell über den Generationscyclus von Chermes abietis L. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.*
136. **Carrière, J.** *Die Reblaus. Biol. Centralbl. 7. Bd. p. 737—748. 1888.*
137. **Dreyfuss, L.** *Ueber Phylloxerinen. Wiesbaden 1889.*
138. **Grimm, O. v.** *Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mém. Acad. Pétersbourg. 1870.*
139. **Leuckart, R.** *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyialarven. Arch. f. Naturg. 1865.*
140. **Leuckart, R.** *Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenese bei den Insecten. Frankfurt 1858.*
141. **Lichtenstein, J.** *Zur Biologie der Gattung Phylloxera. Stettin. Entom. Zeitung. 36. Jahrg. 1875.*
142. **Siebold, C. Th. v.** *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.*
143. **Signoret, V.** *Phylloxera de la Vigne. Ann. Soc. Entomol. de France (4). Tome 9. 1869.*
144. **Wagner, N.** *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 13. Bd. 1860.*

Allgemeines.

145. **Brauer, Fr.** *Verwandlung der Insecten im Sinne der Descendenz-Theorie. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. I. 1869. II. 1870.*
146. **Brauer, Fr.** *Systematisch-zoologische Studien. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. 91. Bd. 1885.*
147. **Carrière, J.** *Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.*
148. **Fernald, H. T.** *The Relationships of Arthropods. Johns Hopkins Univers. Stud. Biol. Laborat. 4. Vol. 1890.*
149. **Graber, V.** *Die Insecten. München 1877. (In: Die Naturkräfte. II. Theil. Vergl. Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. 1879.)*
150. **Grassi, B.** *I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria VIII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull' organisazione degli Insetti. Atti Acad. Lincei. (4). Vol. 4. 1888. Auch in: Arch. Ital. Biol. Tom. 11. 1889.*
151. **Grenacher, H.** *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Göttingen 1879.*
152. **Haase, E.** *Die Vorfahren der Insecten. Abh. Ges. Isis. Dresden. 11. Bd. 1887.*

153. **Haase, E.** *Die Abdominalanhänge der Insecten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. 15. Bd. 1890.*
154. **Kennel, J. v.** *Die Ableitung zunächst der sog. einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der „Stemmata" der Insectenlarven, Spinnen, Scorpioniden etc. von Augen der Anneliden. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Dorpat. 8. Bd. 1889.*
155. **Korschelt, E.** *Ueber die Entstehung und Bedeutung der versch. Zellenelemente des Insectenovariums. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
156. **Lubbock, J.** *Origin and Metamorphoses of Insects. Nature Series. London 1883.*
157. **Mayer, P.** *Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jen. Zeitschr. Vol. 10. 1876.*
158. **Müller, F.** *Beiträge zur Kenntniss der Termiten. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 7. Bd. 1873.*
159. **Nassonow, N.** *Welche Insectenorgane dürften homolog den Segmentorganen der Würmer zu halten sein? Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886.*
160. **Packard, A. S.** *Guide to the Study of Insects etc. New York. 1889.*
161. **Palmén, A.** *Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors 1877.*
162. **Palmén, J. A.** *Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insecten. Morph. Jahrb. 9. Bd. 1883.*
163. **Palmén, J. A.** *Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten. Eine monographische Untersuchung. Helsingfors 1884.*
164. **Ratzeburg, J. Th. C.** *Die Forstinsecten. Berlin 1837—1844.*
165. **Redtenbacher, Jos.** *Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten. Ann. Hofmus. Wien. 1. Bd. 1886.*
166. **Westwood, J. O.** *An Introduction to the modern classification of Insects. London 1839—1840.*

XXIV. Capitel.

ALLGEMEINES UEBER DIE ARTHROPODEN.

Bei einem nochmaligen Ueberblicken der Entwicklung der verschiedenen Abtheilungen der Arthropoden tritt uns vor allen Dingen der einheitliche Charakter derselben entgegen. In der Beschaffenheit der Eier, der Furchung, der Art der Keimblätterbildung und der Gestaltung des Embryos, sowie in der weiteren Differenzirung der Keimblätter und der Anlage der Organe ergeben sich so viele übereinstimmende Züge, dass wir auch auf Grund der Entwicklungsgeschichte berechtigt sind, die Abtheilung der Arthropoden als eine phyletisch einheitliche aufzufassen, wenn sich auch, wie gleich bemerkt werden soll, der gemeinsame Stamm bereits nahe an der Wurzel theilt und die drei starken Aeste bildet, welche wir unter dem Namen der Crustaceen, Arachnoiden und Myriopoden-Insecten kennen.

Die Arthropodeneier zeichnen sich in der Regel durch **die beträchtliche Menge des vorhandenen Nahrungsdotters** und dessen gleichmässige Vertheilung aus (centrolecithale Eier der Arthropoden). Die typische Furchungsweise der Arthropoden ist **die superficielle Furchung**, welche sich aus der totalen und äqualen Furchung herausgebildet hat, wie man aus der Entwicklung verschiedener Crustaceen erkennt[1]). So sehen wir auch, dass die Arthropodeneier in jenen Fällen, in welchen der Nahrungsdotter secundär rückgebildet wurde, eine totale Furchung durchlaufen (Cladoceren, Peripatus edwardsii). In anderen Fällen stellt die totale Furchung vielleicht noch ein ursprüngliches Verhalten dar, so z. B. bei Branchipus. — Bei einigen wenigen Arthropoden erscheint das Ei telolecithal, und die Furchung beschränkt sich zunächst nur auf einen geringen Theil des Eies (so bei Mysis, Cuma, einigen Isopoden und den Scorpionen). Diese scheinbar abweichende Art der Furchung ist jedoch auf die superficielle Furchung zurückzuführen.

[1]) Wir stützen uns in diesem Capitel auf die früher bei Behandlung der einzelnen Abtheilungen der Arthropoden vorgebrachten Thatsachen, ohne derselben immer im Besonderen Erwähnung thun zu können. In dieser Hinsicht müssen wir auf die früheren Capitel verweisen.

Im Allgemeinen kommt die superficielle Furchung nur den Arthropoden zu. Wenn andere Formen, wie z. B. Renilla, Clavularia (pag. 46) in den ersten Stadien Aehnliches zeigen, so führt diese Art der Furchung doch nicht zu dem gleichen Resultat wie die typische superficielle Furchung, nämlich zu einem die ganze Oberfläche des Eies in gleichmässiger Lage überdeckenden **einschichtigen Blastoderm** und einer die Furchungshöhle erfüllenden Nahrungsdotteransammlung.

Die Keimblätterbildung wird durch die Gastrulation eingeleitet, welche in vielen Fällen den Typus der Invagination aufweist (Moina, Lucifer, Astacus, Peripatus, Hydrophilus), in anderen dagegen durch eine blosse Zelleneinwucherung ersetzt ist (Ligia, Limulus, Scorpione, Spinnen, Myriopoden). Bezüglich der Lage des Blastoporus ergeben sich in den einzelnen Gruppen Verschiedenheiten. Im Allgemeinen entspricht der Blastoporus der Ventralseite des Körpers.

Bei Peripatus und den Insecten stellt er sich als ein äusserst langgestreckter Spalt dar, dessen vorderes Ende der Lage des Mundes, dessen hinteres Ende der des Afters entspricht (Fig. 441, 476, 487). Bei den Crustaceen soll dagegen der Blastoporus dem hinteren Ende des Keimstreifens angehören und ungefähr mit der späteren Lage der Afteröffnung zusammenfallen. Die über die Arachnoiden gemachten Angaben lassen sich ebenfalls in dem Sinne deuten, dass der Blastoporus in einer Lagenbeziehung zum After stehen könnte.

Durch den Gastrulationsact kommt die gemeinsame Anlage des Ento- und Mesoderms zur Sonderung. Die **Anlage des Mesoderms** ist bei den Arthropoden stets eine vielzellige, mit Ausnahme ganz vereinzelter Fälle vielleicht, z. B. Cetochilus. Bei den Insecten kann die Bildung des Mesoderms auf eine Abfaltung seitlicher Divertikel des Urdarms zurückgeführt werden (Fig. 496 u. 497, pag. 810). Vielleicht ist auch den Vorgängen bei Peripatus eine entsprechende Deutung zu geben, obwohl man bei dieser Form in Uebereinstimmung mit den Anneliden eher die durch Zellvermehrung von hinten nach vorn fortschreitende Ausbildung zweier Mesodermstreifen anzunehmen geneigt ist. Die bisher für Peripatus bekannt gewordenen Thatsachen sprechen auch mehr für dieses letztere Verhalten. Ob die bei den Insecten auftretenden Verhältnisse (einer Abfaltung des Mesoderms vom Urdarm) ursprünglicher Natur sind oder ein abgeleitetes Verhalten darstellen, steht mit der noch unentschiedenen Frage der (phylogenetisch) ersten Entstehungsweise des Mesoderms im Zusammenhang.

Bei den Crustaceen entsteht das Mesoderm in Form einer Wucherung am Rande des Blastoporus. Das Gleiche dürfen wir höchst wahrscheinlich von den Arachnoiden annehmen. Bei ihnen erstreckt sich von der Wucherungsstelle aus das Mesoderm in Form zweier Bänder (Mesodermstreifen) neben der ventralen Mittellinie nach vorn. Diese beiden Mesodermstreifen finden sich auch bei Peripatus, den Myriopoden und Insecten, sowie allem Anschein nach auch bei den Pantopoden, während bei den Crustaceen die Anordnung des Mesoderms eine weniger regelmässige ist. Uebrigens weisen auch unter den Crustaceen einige Formen (Branchipus, Cymothoë) eine ähnliche regelmässige Gestaltung der Mesodermanlage auf.

In einer bei allen Arthropoden ziemlich übereinstimmenden Weise zerfällt die paarige Anlage des Mesoderms in segmentale Abschnitte, die Ursegmente, welche entweder eine Aushöhlung erfahren und dann als Cölomsäcke bezeichnet werden oder aber einer solchen Differenzirung

entbehren und vielmehr einem baldigen Zerfall in mesenchymatische Gewebe entgegengehen. Das letztere Verhalten kommt den meisten Crustaceen zu, bei denen nur in wenigen Fällen Cölomsäcke erkannt werden konnten, das erstere dagegen wird bei den Xiphosuren, Arachnoiden, Pantopoden, Onychophoren, Myriopoden und Insecten gefunden

Obwohl das Schicksal und die spätere Umbildung der Ursegmente bei den Arthropoden im Allgemeinen auf sehr übereinstimmende Weise verläuft, so finden doch bezüglich des Umfanges, welchen sie erreichen, und des Zeitpunktes, in welchem ihre weitere Differenzirung beginnt, in den einzelnen Abtheilungen der Arthropoden gewisse Unterschiede statt. Mit die ursprünglichsten Verhältnisse weist Peripatus auf, bei dem die Ursegmente anfangs durch ihre bedeutende Ausdehnung denen der Anneliden gleichkommen (Fig. 442, pag. 709). Ihm schliessen sich die Myriopoden und Orthopteren an, was die Ausbildung der Ursegmente innerhalb des Keimstreifens anbelangt (Fig. 510 u. 511 *A*, pag. 837), während bei den übrigen Insecten die Cölomsäcke von Anfang an eine nur geringe Ausdehnung besitzen und ein beträchtlicher Theil des Mesoderms von der Theilnahme an der Bildung der Cölomsäcke überhaupt ausgeschlossen bleibt (Fig. 500, pag. 817). Bei den Crustaceen wird die Ausbildung der Cölomsäcke beinahe vollständig unterdrückt. Die Arachnoiden hingegen, welche in mancher anderen Hinsicht als eine abgeleitete Gruppe erscheinen, zeichnen sich dadurch aus, dass bei ihnen die Cölomsäcke eine besonders starke Ausdehnung gewinnen und noch in späteren Stadien der Embryonalentwicklung (zur Zeit der Bildung des Herzens) bis beinahe an die dorsale Mittellinie reichen (Fig. 387 u. 388, pag. 614.

Die Anlage und weitere Ausbildung der Organe weist in den einzelnen Arthropodengruppen auffallende und wichtige Uebereinstimmungen auf.

Bezüglich der Anlage des **Nervensystems** ist für die Bildung der Bauchganglienkette ziemlich allgemein die Theilnahme eines sich einsenkenden Mittelstranges und zweier Seitenstränge nachgewiesen worden. Die Fasersubstanz tritt an der nach innen gekehrten Fläche der Ganglienanlagen auf und wird erst später in das Innere der letzteren aufgenommen, welcher Vorgang als ein besonders ursprüngliches Verhalten anzusehen sein dürfte. Er findet sich in ziemlich übereinstimmender Weise bei den verschiedenen Gruppen wieder.

Während die Bildung der Ganglienkette im Ganzen durch einen Delaminationsprocess erfolgt (denn auch von dem eingesenkten Mittelstrang löst sich die Neuralanlage ab, und die Einsenkung gleicht sich dann wieder aus) nehmen an der Bildung des Gehirns bleibende Einstülpungen theil, welche wohl vorwiegend zur Bildung der optischen Ganglien führen. Das Auftreten dieser mehr oder weniger umfangreichen Einsenkungen, welche wir als Scheitelgruben bezeichneten, ist für die verschiedenen Abtheilungen der Arthropoden (Peripatus, Myriopoden, Insecten, Limulus, Arachniden) besonders charakteristisch. Bei Peripatus hat man diesen Einsenkungen allerdings eine abweichende Bedeutung zugeschrieben, und es ist zweifelhaft, ob sie an der Bildung des Gehirns theilnehmen. — Den Einsenkungen am Kopfabschnitt entsprechen bei Peripatus ähnliche grubenförmige Einstülpungen von paariger Anordnung, welche an jedem Rumpfsegment wiederkehren. Die Natur dieser auffälligen und für Peripatus sehr charakteristischen

Bildungen konnte bisher nicht sicher festgestellt werden, doch ist von ähnlichen Vorgängen bei den Myriopoden und Pantopoden gesprochen worden.

Mit den vorerwähnten Scheitelgruben, welche, wie es scheint, der Hauptsache nach zur Bildung der optischen Ganglien Veranlassung geben, kann auch die Entwicklung der **Augen** in näherem Zusammenhang stehen (Scorpione, Spinnen). — Wie verschiedenartig die ausgebildeten Arthropodenaugen sich auch bezüglich ihres Baues verhalten, so dürfen wir sie doch in letzter Instanz auf eine grubenförmige Einsenkung des Ectoderms zurückführen, und zwar müssen wir bei ihrer Erklärung von so einfach gebauten Augen ausgehen, wie sie den Insectenlarven, bezw. vielen Myriopoden zukommen. Diese einfachste Form der Arthropodenaugen, das sog. Stemma (Fig. 537), besteht aus einer Vertiefung der Hypodermis, deren Zellen sich in den sog. Glaskörper (*gl*) und stäbchentragende Retinazellen (*rt*) differenzirt haben. Die Einschichtigkeit ist aber in diesem einfachen Auge erhalten geblieben, so dass dasselbe noch immer als eine blosse Fortsetzung der Hypodermis-

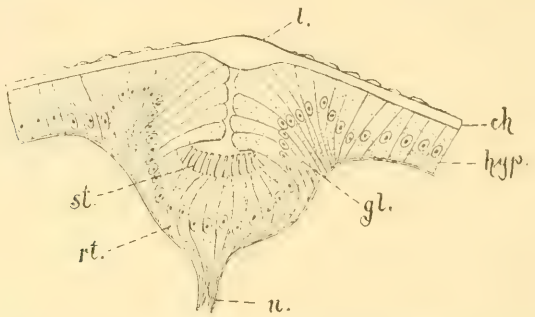


Fig. 537. Schnitt durch ein Stemma einer Dysticuslarve (nach Grenacher). *ch* Chitindecke des Körpers, *gl* Glaskörper, *hyp* Hypodermis, *l* Linse, *n* Sehnerv, *rt* Retina, *st* Stäbchen.

schicht erscheint (Fig. 537 *hyp*, *gl*, *rt*). Ueber dem Auge lagert die durch Verdickung der äusseren Chitinbedeckung des Körpers entstandene und von der Hypodermis (lentigenen oder Glaskörperschicht) abgeschiedene Linse. Von einem so einfach gebauten Auge hat man die complicirteren Augenformen der Arthropoden herzuleiten, aber man muss dabei streng zwischen den verschiedenen phyletischen Entwicklungsreihen der Arthropoden unterscheiden und es ist nicht statthaft, die allerdings sehr übereinstimmend gebauten Formen der zusammengesetzten Augen verschiedener Abtheilungen wie der Crustaceen und Insecten direct auf einander zu beziehen.

An und für sich scheint es widersinnig, die allem Anschein nach so ausserordentlich ähnlich organisirten Facettenaugen der Crustaceen und Insecten nicht auf einander zurückführen zu dürfen, aber wenn man den phylogenetischen Entwicklungsgang beider Abtheilungen betrachtet, so wird man sich doch auf diesen Standpunkt stellen müssen. Man kann nur annehmen, dass zum Charakter des Arthropodenorganismus auch die Ausbildung von zusammengesetzten Augen gehört, und dass diese nun in den einzelnen Abtheilungen (Crustaceen, Arachniden, sowie Myriopoden und Insecten) unabhängig von einander vor sich geht und dabei allerdings,

wie bei den Facettenaugen der Crustaceen und Insecten zu einem beinahe gleichen Resultat führen kann.

Durchaus abweichend im Bau der Augen verhält sich Peripatus von den Arthropoden. Seine Augen entstehen zwar auch in Form einer Einsenkung, schliessen sich aber zu einer Blase und schnüren sich von der Hypodermis ab. Die Linse wird im Innern der Augenblase abgeschieden. Die Augen des Peripatus durchlaufen also in der Ontogenie das Stadium der einfachsten Arthropodenaugen, erheben sich aber fernerhin zu einer höheren Form als diese und sind weit eher mit den höheren Augenformen der Anneliden zu vergleichen. Den Typus der Arthropodenaugen haben sie keinesfalls.

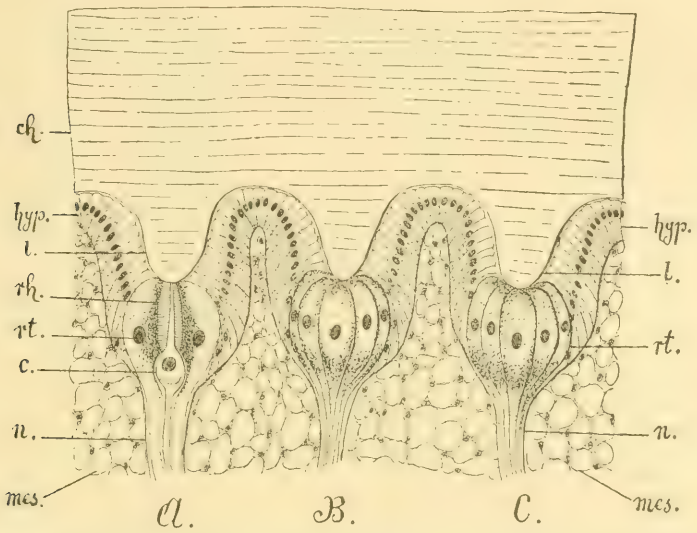


Fig. 538. Drei Ommatidien des Seitenauges von Limulus (nach Watase).
In *A* ist die Retinula der Länge nach durchschnitten gedacht, in *B* und *C* ist sie in ihrer Totalität erhalten.
c centrale Ganglienzelle, *ch* Chitindecke, *hyp* Hypodermis, *l* Linsenkegel, *mes* Mesodermgewebe, *n* Nerv, *rh* Rhabdom, *rt* Retinula.

Die Facettenaugen der Insecten denken wir uns entstanden aus einer Häufung einfacher Augen (Stemmata), wie sie bei den Myriopoden bereits angedeutet ist. Die Myriopoden besitzen im einfachsten Fall nur wenige Stemmata jederseits (Scolopendra 4), doch kann sich deren Zahl vermehren (Lithobius, Julus 30—40 jederseits) und sogar zu einer ansehnlichen Anhäufung führen (Scutigera gegen 200), womit dann bereits eine Art von Facettenauge gebildet ist, welches zwar noch nicht völlig den Bau echter Facettenaugen besitzt, aber doch bereits viele Anklänge an denselben zeigt. Jedes Stemma wird auf diese Weise zu einem Ommatidium des Facettenauges. Die Verminderung der Zahl seiner Zellenelemente, die es dabei erleidet und die gleichzeitig stattfindende Bildung der Rhabdome ist eine Folge des nunmehrigen Functionirens der Einzelaugen in einem Sammelauge.

Man hat den Versuch gemacht, das Facettenauge auch in seiner jetzigen complicirteren Gestaltung auf die ursprüngliche Form seiner Entstehung zurückzuführen, indem man die nach der vorher geschilderten

Auffassung aus einzelnen Stemmata hervorgegangenen Ommatidien als blosse Einsenkungen der Hypodermis auffasste, welche infolge der langgestreckten Gestalt der Ommatidien dabei allerdings eine sehr bedeutende Tiefe annehmen (Fig. 539 *D*). Bei einem derartigen Versuch, den Bau des Ommatidiums zu erklären, geht man am besten von einer Einsenkung der Hypodermis aus, welche einem vereinfachten Stemma entspricht (Fig. 539 *A*). Indem sich die Einsenkung vertieft und anstatt der Stäbchen

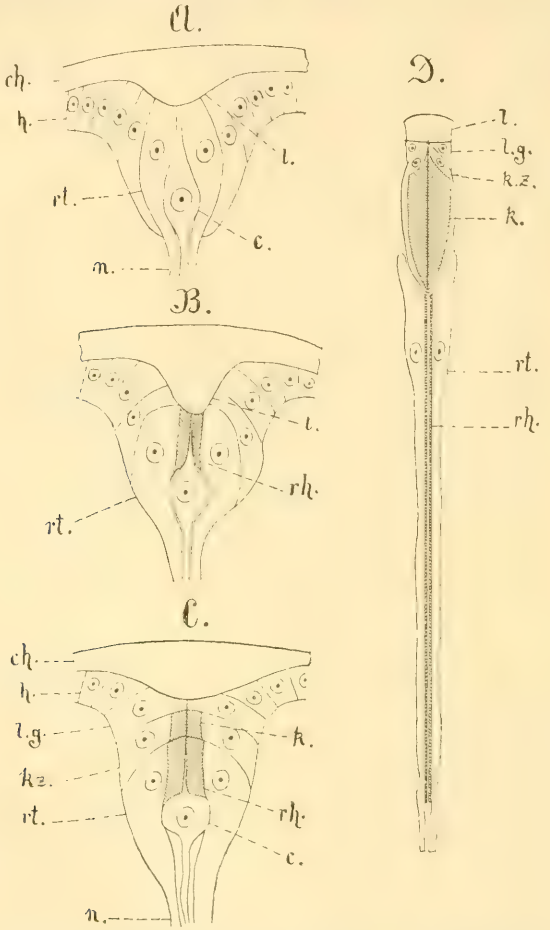


Fig. 539. *A—D* schematische Darstellung der Herausbildung eines Ommatidiums aus einer Einsenkung der Hypodermis. *D* stellt ein Ommatidium aus dem zusammengesetzten Auge eines Amphipoden (Talorchestia) dar (nach Watase).
c centrale Zelle, *ch* Chitindecke des Kopfes, *h* Hypodermis, *k* Krystallkegel, *kz* Krystallkegelzellen, *l* Linse, *l.g* lentigene Zellen, *n* Nerv, *rh* Rhabdom, *rt* Retinulazellen.

eine Rhabdombildung an den Retinazellen eintritt, wird eine Entwicklungsstufe dieses Auges erreicht (Fig. 539 *B*), welche im Wesentlichen auf dem Zustand eines Ommatidiums der Seitenaugen von Limulus steht (Fig. 538). Das Seitenauge von Limulus setzt sich aus einer Anzahl von Einzelaugen zusammen, welche von nur wenigen Zellen gebildet werden (Fig. 538). Diese einschichtigen Augen liegen ganz in der

Continuität der Hypodermis, zeigen aber bereits eine Rhabdombildung (Fig. 538 *A*, *rh*). Nun ist es wohl allerdings nicht so sicher, ob man es bei den Augen von Limulus wirklich mit so ursprünglichen und nicht vielleicht mit Rückbildungsformen der zusammengesetzten Augen zu thun hat, jedenfalls aber kann man sich vorstellen, dass die höheren Facettenaugen ein ähnliches Stadium durchlaufen haben (Fig. 539 *B*).

Wenn sich die Einsenkung vertieft, so kann eine weitere Reihe von Hypodermiszellen in die Bildung des Auges einbezogen werden (Fig. 539 *C*), welche dann die Krystallkegelzellen (*kz*) des Ommatidiums repräsentiren. Fernerhin wird wohl auch noch eine Reihe lentigener Zellen mit zur Bildung des Auges verwendet (Fig. 539 *C*, *l.g*). Durch weitere Vertiefung der Augengrube und starke Längsstreckung der Zellen wird endlich die Form des Ommatidiums erreicht (Fig. 539 *D*). Hypodermis-, lentigene-, Krystallkegel- und Retina-Zellen erscheinen dabei als eine einschichtige Lage langgestreckter, weit in die Tiefe gehender Zellen und besitzen somit die gleiche Anordnung, welche ihnen im einfachen Stemma zukommt (Fig. 537). Das Lumen ist hier nur nicht offen wie beim Stemma, sondern durch die Masse der Krystallkegel und Rhabdome erfüllt, was jedoch keinen wesentlichen Unterschied ausmacht. Die mehr oder weniger zahlreiche Zusammenhäufung dieser als blosse Einsenkungen der Hypodermis erscheinenden Einzelaugen wird durch die Figur 540 erläutert, welche zugleich die für die meisten Facettenaugen gewöhnliche, und durch die bessere Wirksamkeit des Auges bedingte Anordnung der Ommatidien auf einer convexen Basis darstellt.

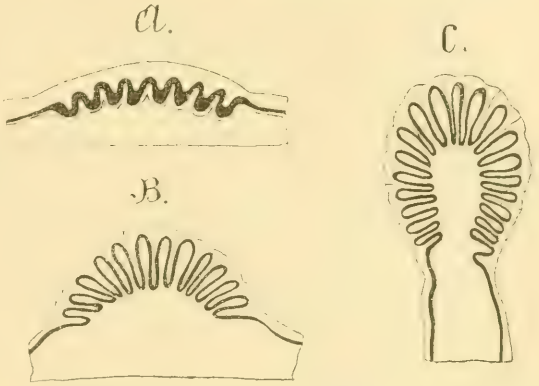


Fig. 540. Schematische Darstellung einiger zusammengesetzter Augen im Längsschnitt. *A* von Limulus, *B* von einer Agrionlarve, *C* von Branchipus (nach Watase).

Die dicke schwarze Linie repräsentirt die Hypodermis und die von dieser gebildeten einzelnen Einsenkungen stellen je ein Ommatidium dar.

Der hier dargestellte Modus von dem Zustandekommen der Facettenaugen kommt im Wesentlichen mit der bereits vor längerer Zeit von Grenacher vertretenen Auffassung zusammen. Grenacher geht von einem einfachen, nur aus wenig Elementen bestehenden Auge aus, wie es etwa durch das Ommatidium eines aconen Facettenauges der Tipuliden repräsentirt wird, und lässt durch Vermehrung der Zahl dieses Auges das Facettenauge, durch Vermehrung seiner Elemente aber bei Einheitlichbleiben der Linse das Stemma entstehen. Wir sehen in diesem einfachen Auge, welches hier den Ausgangspunkt bildet, ein Stemma von besonders einfacher Gestaltung.

Von den zusammengesetzten Augen der Crustaceen wurde bereits erwähnt, dass sie als einer anderen Entwicklungsreihe zugehörig betrachtet werden müssen. Es wird dann nicht in Erstaunen setzen, dass sie vielfach abweichend entwickelt sind. Den Charakter zusammengesetzter Augen bewahren sie aber stets. In einigen Fällen,

z. B. bei den Isopoden, könnte es scheinen, als habe man Uebergänge von einfachen Augen vor sich, aber es ist mehr als wahrscheinlich, dass man es bei diesem abgeleiteten Zweig des Crustaceenstammes nur mit einer vereinfachten Form des Facettenauges zu thun hat.

Diese Auffassung des Isopodenauges wurde bereits von Grenacher vertreten, welcher den Zweifel, wie das sehr einfach gebaute Auge der Isopoden auf die übrigen Arthropodenaugen zu beziehen sei, dahin entschied, dass es infolge des Besitzes eines zweitheiligen Krystallkegels und einer siebentheiligen rhabdombildenden Retinula den zusammengesetzten Augen zuzuzählen sei. Es ist also zweifellos, dass man in dem, einem gehäuften Punktauge nicht unähnlichen Auge der Isopoden eine secundäre Form vor sich hat, was schon an und für sich sehr wahrscheinlich ist, weil die Isopoden einen sehr abgeleiteten Zweig der Crustaceen darstellen. Also ist es hier jedenfalls zu einer Rückbildung des bei den Malacostraken ursprünglich gestielten Facettenauges gekommen.

In der Reihe der Crustaceen selbst ist keine Andeutung für das Zustandekommen der Facettenaugen nachzuweisen. Nichtsdestoweniger werden wir das im Ganzen den Augen der Insecten sehr ähnliche Facettenauge der Crustaceen auf ähnliche Weise wie dieses entstehen lassen. Wenn sich gewisse Abweichungen finden, z. B. das Vorhandensein einer weiteren Zellschicht im Ommatidium (Fig. 539 *D*, *l.g*), so wird dies einfach durch Einbeziehung einer weiteren Zellreihe in die Hypodermiseinsenkung zu erklären sein, wie schon oben erläutert wurde.

Noch wenig verstanden sind bisher Bau, Entwicklung und Beziehungen der unpaaren Medianaugen bei den Crustaceen. Neuerdings ist angegeben worden, dass sie durch Inversion entstehen (Claus, No. 3), und da dieser Bildungsmodus für einen Theil der Augen des Limulus und der Arachniden charakteristisch ist, so könnte man hierbei an Beziehungen der Medianaugen der Crustaceen zu den Mittelaugen des Limulus und der Scorpione, sowie den sog. Hauptaugen der Spinnen denken.

Die Augen der Arachnoiden gehören einer dritten Entwicklungsreihe an. Sie besitzen nur eine Linse, es fehlt ihnen also ein charakteristisches Merkmal der Facettenaugen, aber die Augen der Scorpione weisen eine Gruppirung in Retinulae und in diesen die Bildung von Rhabdomen auf. Dadurch dokumentiren sie sich als zusammengesetzte Augen. Wir glaubten die gemeinsame Linse durch Zusammenfliessen getrennter Cornealinsen erklären zu dürfen (pag. 599 ff.) und sahen in den Seitenaugen des Limulus, welche ebenfalls eine Rhabdombildung aufweisen, einen Hinweis auf eine solche Verschmelzung der Linsen gegeben. Wir suchten es ferner wahrscheinlich zu machen, dass die Spinnenaugen, welche in ihrer jetzigen Gestaltung als einfache Augen erscheinen, von zusammengesetzten Augen abzuleiten sind und noch jetzt in der Entwicklung und im Bau Andeutungen dieser Herkunft aufweisen. Auch für die zusammengesetzten Augen der Arachniden ist es jedoch wie für diejenigen der Insecten höchst wahrscheinlich, dass sie durch Häufung einfacher, den Stemmata ähnlicher Einsenkungen der Hypodermis entstanden sind.

Was die ontogenetische Bildung der Arthropodenaugen anbelangt, so entstehen die einfachen Formen als grubenförmige Einsenkungen des Ectoderms. Bei den höheren Formen, d. h. bei den zusammengesetzten Augen hat sich dieser primitive Bildungsmodus verwischt. Die Einzelaugen entstehen hier durch blosse Differenzirung einer Zellenschicht ohne

besondere Einsenkung. Wo sich bei der Bildung der zusammengesetzten Augen eine grubenförmige Einsenkuug findet, führt sie zur Entstehung des Gesammtauges. Sowohl in diesem letzteren Vorgang, wie auch in der Differenzirung der Einzelaugen aus einer mehrschichtigen Zellenlage sehen wir secundäre Erscheinungen, welche einen vereinfachten Bildungsmodus der zusammengesetzten Augen darstellen. Uebrigens ist zu bemerken, dass die Entwicklungsgeschichte der Arthropodenaugen bisher noch nicht in genügender Weise aufgeklärt ist.

Die **Respirationsorgane** der Arthropoden müssen nach den verschiedenen phylogenetischen Reihen derselben gesondert betrachtet werden. Da wir die Arthropoden von Formen ableiten, welche im Wasser lebten, so erscheint uns als die ursprünglichste Gestaltung der Respirationsorgane eine schlauchförmige oder blattförmige Ausstülpung der Körperoberfläche. Eine solche einfache Form der Respirationsorgane stellen die Kiemen dar, wie sie uns in den Kiemenschläuchen der Anneliden und Crustaceen entgegentreten. Diese Kiemenbildungen erscheinen in der Regel als Anhänge der Extremitäten. Blattförmige Anhänge der Abdominalextremitäten sind auch die Kiemen des Limulus. Von ihnen haben wir die Lungensäcke der Arachniden (Scorpione, Spinnen) abzuleiten, worauf die Entwicklungsweise dieser letzteren Gebilde hinweist. In der Umwandlung der Kiemen zu Lungen erkennen wir eine Anpassung an den Aufenthalt auf dem Lande. Wenn dieselbe weiter geht, führt sie zur Ausbildung der unverzweigten Tracheenbüschel (Spinnen), die sich schliesslich baumförmig verästeln und einen Spiralfaden erhalten (Pseudoscorpione, Phalangiden, Solpugiden). Damit erreichen sie denselben Typus des Tracheensystems, welcher auf andere Weise in der im Uebrigen weit entfernten Reihe Peripatus, Myriopoden, Insecten zu Stande gekommen ist. Bei den Ausgangsformen dieser letzteren Reihe traten die Tracheen in Form von Einsenkungen der Körperoberfläche auf, welche zuerst regellos über den Körper verbreitet waren (so bei Peripatus), später jedoch eine bestimmte segmentale Anordnung gewannen Als solche segmental angeordnete Einsenkungen sehen wir die Tracheen bei den Myriopoden und Insecten ontogenetisch entstehen. Indem sie sich am inneren Ende spalten und verzweigen, werden die Aeste des Tracheensytems gebildet. Bei den Insecten treten diese Anlagen der Tracheen bereits sehr früh, bei den Myriopoden dagegen erst sehr spät auf, und da letzteres auch bei Peripatus der Fall ist, so hat man diese Erscheinung als Hinweis auf die spätere Erwerbung der Tracheen betrachtet. Auffällig ist der sehr übereinstimmende Bau der Tracheen bei den Arachnoiden und Myriopoden-Insecten. Besonders fällt das Vorhandensein des Spiralfadens bei den beiden auf verschiedene Weise entstanden zu denkenden Tracheenformen ins Auge, doch verliert dieses beiden Formen zukommende gleiche Merkmal an Bedeutung für eine etwaige Zurückführung derselben auf einen gemeinsamen Ursprung, wenn man sieht, wie ein derartiger Spiralfaden auch anderen mit einer chitinigen Intima ausgekleideten Röhren, wie z. B. den Ausführungsgängen von Drüsen (Speicheldrüsen und Spinndrüsen der Insecten), dem Vas deferens der Cytheriden (pag. 830) zukommt.

Das sog. geschlossene Tracheensystem mancher im Wasser lebender Larven, z. B. derjenigen der Ephemeriden, sowie die damit in Verbindung stehenden Tracheenkiemen sind als eine erst später wieder erworbene Anpassungsform der Respirationsorgane an den Aufenthalt im Wasser zu betrachten.

Als ectodermale Bildungen entstehen bei den Arthropoden der **Vorder- und Enddarm.** Divertikelbildungen des letzteren stellen bei den Myriopoden und Insecten die als Malpighi'sche Gefässe bezeichneten Excretionsschläuche dar. Mit dem gleichen Namen wurden die ganz ähnlich gebauten schlauchförmigen Darmanhänge der Arachniden belegt, aber die Entwicklungsgeschichte macht es wahrscheinlich, dass die letzteren Gebilde dem Mitteldarm angehören, also nicht ectodermaler, sondern entodermaler Natur sind. Demnach dürften sie mit den Malpighi'schen Gefässen der Insecten nicht homologisirt werden. Dagegen treten schlauchförmige Anhänge von gleicher Structur und Function am Ende des Mitteldarmes bei gewissen Crustaceen (Amphipoden) auf, denen man aber höchst wahrscheinlich nur den Werth analoger Gebilde zuschreiben darf.

Die phylogenetische Entstehung der Malpighischen Gefässe ist noch ganz in Dunkel gehüllt. Man hat daran gedacht, dass die von den Vorfahren ererbten Excretionsorgane, die Nephridien, mit dem Enddarm in Verbindung treten könnten, da man den Nephridien ähnliche Gebilde auch bei einigen Anneliden im Zusammenhang mit dem Darme fand (No. 2 u. 9). In dem einen Falle, nämlich bei dem von B. Spencer untersuchten Megascolides treten diese im Bau den Nephriden ausserordentlich ähnlichen drüsigen Schläuche allerdings mit dem Vorderdarm in Verbindung, während Beddard bei einem Acanthodrilus ähnliche Bildungen am Enddarm auffand. Wie man bei Peripatus Nephridien als Speicheldrüsen in die Mundhöhle einbezogen sieht, so könnte man also auch an eine Einbeziehung von Nephridien in den Bereich des Enddarms denken, welcher Vorgang vielleicht deshalb a priori noch grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat, als der andere, weil bei ihm die Nephridien ihre ursprüngliche Function beibehalten würden. Gegen eine solche Auffassung spricht jedoch die ectodermale bezw. entodermale Entstehung jener Excretionsschläuche, um so mehr, als nach den neueren Untersuchungen die Nephridien ganz aus dem Mesoderm entstehen sollen und man sonach nicht einmal an ein Persistiren und eine besonders starke Entwicklung des ectodermalen Theiles bei völliger Rückbildung des mesodermalen (inneren) Abschnittes denken könnte.

Die Bildung von Excretionsschläuchen vom Darm aus, wie sie bei den Amphipoden beobachtet wird, bildet einen beachtenswerthen Hinweis dafür, dass Theile des Darmes selbst die Function zu übernehmen vermögen, welche früher den Nephridien zukam. Sieht man doch schon beim Nauplius eine Parthie des Darmes zu excretorischer Function verwendet, indem die mit Harnconcrementen erfüllten Zellen leichte Aussackungen bilden (Fig. 266, pag. 385, *ds*). Wenn sich diese Parthien zu Blindsäcken umgestalten oder gar schlauchförmig verlängern, so erhält man die Excretionsschläuche der Amphipoden (eventuell auch der Arachniden) oder die Malpighi'schen Gefässe der Myriopoden-Insecten, je nachdem dieser Vorgang am Mitteldarm oder Enddarm stattfindet. Wir sind also vielmehr geneigt, die Malpighi'schen Gefässe für eine Neubildung zu halten, welche sich beim Zurücktreten der Nephridien geltend machte, als dass wir sie auf die Nephridien selbst zurückführen möchten.

Die **Entwicklung des Mitteldarms** ist durch die Beziehungen der Entodermanlage zur Masse des Nahrungsdotters wesentlich beeinflusst. Die letztere, welche ursprünglich die Furchungshöhle erfüllte, wird später in den Mitteldarm aufgenommen. Dieser Vorgang kann sich auf ver-

schiedene Weise vollziehen: 1) indem der Dotter durch die Wand des Darmsäckchens durchfiltrirt wird (Astacus), oder 2) indem die Entodermzellen den Nahrungsdotter durchwandern, um sich als Mitteldarmepithel an seiner Oberfläche zu constituiren (Crustaceen, Limulus, Spinnen, Chilopoden), oder endlich 3) indem der Nahrungsdotter von der Entodermanlage umwachsen wird (Mysis, Isopoden, Scorpione (?), Insecten). Der Aufbau des Darmepithels erfolgt in einigen Fällen erst sehr spät, so bei den Spinnen, und hier legt sich das unterdessen zur Ausbildung gelangte splanchnische Blatt des Mesoderms der Dottermasse dicht an. Es wachsen dann von ihm aus septenartige Fortsätze in die Dottermasse hinein und isoliren einzelne Complexe derselben divertikelartig. Wie im Mitteldarm selbst beginnt auch in diesen Divertikeln die Bildung des Epithels erst später. Die Divertikel stellen die Anlage der Leberlappen dar, die auch bei den Crustaceen auf ähnliche Weise gebildet werden, nur mit dem Unterschiede, dass dort die Differenzirung des Mitteldarmepithels bereits früher vor sich ging.

Indem bei einigen Arthropoden nicht der gesammte Nahrungsdotter ins Innere des Darmes aufgenommen wird, kann es geschehen, dass grössere oder geringere Dottermassen in der Leibeshöhle zurückbleiben und dort eine allmähliche Resorption erfahren (Moina, Mysis, Musca und andere Dipteren). Bei den Diplopoden erscheint dieses sonst als Ausnahme auftretende Verhalten in hohem Maasse entwickelt, denn bei ihnen soll sich das Mitteldarmepithel als ziemlich enges Rohr inmitten der Dottermasse anlegen. In Folge dieses Verhaltens würde also die grösste Menge des Dotters in die Leibeshöhle zu liegen kommen. Wie bei den obengenannten Crustaceen wird auch hier die in der Leibeshöhle abgelagerte Dottermasse von Mesodermzellen dicht umlagert und durchwachsen.

Was **die Ausbildung des Mesoderms** betrifft, so wird die Cölomhöhle der Ursegmente, welche wir in einigen Fällen, wie bei Peripatus und den Arachniden, eine so starke Ausbildung erreichen sahen, nicht zur definitiven Leibeshöhle der Arthropoden, sondern die Ursegmente erfahren entweder früher oder später eine Rückbildung. Noch bevor dieselbe erfolgt, geht von den Ursegmenten die Bildung des Herzens aus, indem sich einzelne Zellen von den Cölomsäcken beider Seiten ablösen und zur Bildung des Rückenrohres zusammenlegen. Die Ursegmente erleiden schon bald einen theilweisen Zerfall, indem einzelne Zellen von verschiedenen Theilen derselben in die primäre Leibeshöhle einwandern und dort eine Art von Mesenchym bilden. Durch Auftreten von Lacunen in diesem letzteren und durch Zusammenfliessen derselben zu grösseren Räumen entsteht die definitive Leibeshöhle. Als der letzte Rest der Ursegmente ist das für die Arthropoden äusserst charakteristische Pericardialseptum anzusehen, welches in der Umgebung des Rückenrohres einen dorsalen Theil der Leibeshöhle (als Pericardialraum) gegen die übrige Leibeshöhle abgrenzt.

Die Ursegmente liefern ausser den bereits genannten Theilen das Bildungsmaterial für die Nephridien. Bei Peripatus, wo die Nephridien wie bei den Anneliden in allen Rumpfsegmenten angelegt werden, wird sogar ein beträchtlicher Theil der Ursegmente direct für die Bildung der Nephridien verwendet. In den übrigen Gruppen ist die Entstehungsweise der als Nephridien gedeuteten Organe im Ganzen noch recht zweifelhaft, aber als sehr wahrscheinlich darf es doch bezeichnet werden, dass die Speicheldrüsen und Analdrüsen des Peripatus, die

Schalen- und Antennendrüsen der Crustaceen, die Coxaldrüsen des Limulus und der Arachnoiden, sowie die Geschlechtsausführungsgänge von Nephridien geliefert werden und jedenfalls aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen. Von den genannten Organen des Peripatus und den Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen darf man deren Natur als Nephridien sogar für sicher gestellt betrachten. — Die Mündung der Geschlechtsausführungsgänge zeigt in den einzelnen Abtheilungen der Arthropoden eine sehr verschiedene Lage. Daraus wird man schliessen dürfen, dass in den einzelnen Fällen die Nephridien verschiedener Segmente zur Ausbildung der Genitalproducte herangezogen wurden (Chilopoden und Diplopoden), obgleich in einzelnen Fällen eine secundäre Verschiebung der Ausmündungsstelle um einige Segmente nicht ausgeschlossen ist. (Verschiedenartige Ausmündung der Genitalorgane, am siebenten bis neunten Abdominalsegment bei den Insecten. Bei den Ephemeriden wird die weibliche Geschlechtsöffnung am siebenten Segment gefunden, während sie bei anderen Insecten hinter dem achten Segment gelegen ist.)

Weiterhin werden von den Ursegmenten die Geschlechtsdrüsen geliefert, welche als eine Wucherung des Epithels der Cölomsäcke anzusehen sind, demnach also ganz die gleiche Entstehungsweise wie die Genitaldrüsen der Anneliden aufweisen (pag. 197). Eine weitere Uebereinstimmung mit den Anneliden ist dadurch gegeben, dass der Rest der Cölomhöhle direct zur Genitalhöhle werden kann, so dass also die vom Peritonealepithel gelieferten Geschlechtsproducte noch jetzt in die secundäre Leibeshöhle (Cölom- oder Genitalhöhle) und von da durch nephridiale Ausführungsgänge nach aussen gelangen (Peripatus, Myriopoden). Die Gesammtheit der zur Bildung der Geschlechtsdrüsen verwendeten Ursegmentparthien verschmilzt mit demjenigen Ursegmentpaar, durch dessen Auswachsen die Ausführungsgänge geliefert werden (Nephridien des Genitalsegments), wodurch die Continuität zwischen Genitaldrüsen und Ausführungsgängen erreicht ist. Sowohl bei den Crustaceen und Arachniden, wie auch bei den Insecten finden sich secundäre Verhältnisse der Entwicklung der Geschlechtsorgane, welche aber aller Wahrscheinlichkeit nach auf die geschilderten ursprünglicheren Verhältnisse, wie sie dem Peripatus und den Myriopoden noch jetzt zukommen, zurückzuführen sind.

In Folge des grossen Dotterreichthums der Eier wird bei den Arthropoden zuerst nur die ventrale Seite des Embryos in Form des **Keimstreifens** angelegt, wobei allerdings verschiedentliche Ausnahmen vorkommen. Zuweilen sind die Eier, wie schon erwähnt, kleiner und weniger dotterreich, was entweder und jedenfalls in den selteneren Fällen auf ein ursprüngliches Verhalten zurückzuführen ist, oder aber, und dies ist wohl das Gewöhnliche, als eine secundäre Erscheinung angesehen werden muss. In diesen Fällen kann ein directer Uebergang aus der Kugelform des Eis in die definitive Körpergestalt stattfinden.

Der Keimstreifen, welcher bei den verschiedenen Formen einen mehr oder minder beträchtlichen Theil des Eis einnimmt, entsteht theils durch Erhöhung der Ectodermzellen an der Ventralseite des Eies, theils durch die darunter zur Anlage kommenden Schichten der beiden anderen Keimblätter, zumal der Mesodermstreifen. Ausserdem treten auch bald die bandförmigen Verdickungen des Ectoderms neben der ventralen Mittellinie auf, welche die allerdings schon sehr früh in Segmente zerfallende

Anlage der Bauchganglienkette darstellen. Sehr bald sondert sich ein stark verbreiterter vorderer Abschnitt des Keimstreifens als Kopflappen von dem primären Rumpftheil des Embryos. Am Rumpf macht sich schon früh der Zerfall in Segmente bemerkbar, welcher hauptsächlich vom Mesoderm ausgeht (Bildung der Ursegmente), aber auch schon vor dem Auftreten der Ursegmente an der äusseren Oberfläche des Keimstreifens angedeutet sein kann (Hydrophilus, Chalicodoma). Als Vorwulstungen der Oberfläche entsteht an beiden Seiten des Keimstreifens die Reihe der Extremitätenanlagen, in welche sich bei der Mehrzahl der Arthropoden ein Fortsatz der Cölomsäcke hineinerstreckt, so dass die Fussstummel anfangs hohl erscheinen (Peripatus, Myriopoden, Orthopteren, Arachnoiden, Pantopoden). — Selbst bei denjenigen Formen, welche am Hinterleib keine Extremitäten tragen (Arachnoiden, Insecten), werden beim Embryo solche am Abdomen angelegt, auch kann dieses letztere wohl selbst aus einer grösseren Zahl von Segmenten, als beim ausgebildeten Thier bestehen (Spinnen), ein Hinweis darauf, dass diese Formen von Vorfahren abstammen, welche eine reichere Gliederung des Körpers und eine grössere Anzahl von Extremitäten besassen.

Der Keimstreif behält nicht immer seine ursprüngliche Lage an der Oberfläche des Eis bei, sondern kann in das Innere verlagert werden, indem er eine ventrale Einknickung erfährt (Myriopoden), oder aber unter Ausbildung besonderer Embryonalhüllen (Amnion und Serosa der Insecten) eine tiefere Verlagerung unter die Oberfläche des Eies erleidet. Eine ähnliche, aber nur analoge Ausbildung von Embryonalhüllen finden wir unter allen Arthropoden nur noch bei einigen viviparen Formen, wie bei den Scorpionen und anscheinend auch bei einer Peripatusart (P. edwardsii).

Der Keimstreif, welcher bisher nur der ventralen Parthie des Embryos entsprach, breitet sich über den Nahrungsdotter aus, indem er die bisher nur von dünnen Zellschichten bedeckten seitlichen und dorsalen Parthien desselben in die weitere Ausgestaltung des Embryos einbezieht und dadurch die Rückenfläche desselben zur Ausbildung bringt. Bei den Insecten complicirten sich diese letzteren Entwicklungsvorgänge durch den gleichzeitig mit ihnen ablaufenden Involutionsprozess der Embryonalhüllen. Mit dem vollendeten Rückenschluss ist die äussere Ausbildung des Embryos vollendet, und nach entsprechender Weiterentwicklung der inneren Organe ist der Embryo reif zum Ausschlüpfen.

Der ausschlüpfende Embryo gleicht entweder der ausgebildeten Form, oder aber er ist mehr oder weniger von derselben verschieden und durchläuft sodann eine mehr oder minder complicirte Metamorphose. Letztere zeigt bei den verschiedenen Gruppen der Arthropoden recht verschiedene Charaktere, ist aber wohl stets auf eine Ausbildung secundär erworbener Larvenstadien zurückzuführen (Crustaceen, Pantopoden, Insecten). Der ausschlüpfende Embryo besteht entweder nur aus wenigen Körpersegmenten (Crustaceen, Pantopoden) und erwirbt die vollständige Segmentzahl erst im Verlauf der Metamorphose (Diplopoden), oder er besitzt bereits die vollständige Segmentzahl sowie die Regioneneintheilung des Körpers der ausgebildeten Form und unterscheidet sich von ihr nur durch die verschiedene Lebensweise und die dadurch bedingte abweichende Gestaltung des Körpers (Insecten). So sehen wir z. B. allen Larven und Jugendformen der Insecten die Flügel fehlen, wodurch sich dieses Merkmal der höchsten Entwicklung des Arthropodenstammes

als eine verhältnissmässig späte Erwerbung dokumentirt, was übrigens auch dadurch bestätigt wird, dass den niedersten Insecten die Flügel noch vollständig fehlen (Apterygogenea pag. 761).

Für die Metamorphose der Arthropoden ist besonders charakteristisch die Aufeinanderfolge verschiedener Larvenstadien, welche durch Vermittelung von Häutungsprocessen in einander übergehen. Derartige Häutungen können übrigens schon während des Embryonallebens, vielfach sogar in ausserordentlich früher Zeit erfolgen, wenn der Keimstreif noch gar nicht angelegt ist (Cuticula blastodermica der Crustaceen), oder doch ehe die Extremitäten gebildet werden (embryonale Cuticularhüllen des Limulus, Deutovum-Membran der Milben, Embryonalhüllen von Pentastomum). Alle diese Cuticularhüllen bilden dann innerhalb der Eihäute eine weitere Umhüllung des Embryos.

Lange Zeit war man geneigt, den Larven der Arthropoden eine höhere phylogenetische Bedeutung zuzuschreiben. Mit der Erkenntniss, dass es sich hierbei vielfach um secundär veränderte (Anpassungs-) Formen handelt (Nauplius, Zoëa, Pantopodenlarve, Raupen der Insecten), hat man sich mehr der Vergleichung der ausgebildeten Formen zugewandt und dieser einen weit höheren Werth zugeschrieben. Eine besondere Bedeutung für die **Auffassung der Arthropoden und ihre Zurückleitung auf niedere Formen** hat die besonders in neuerer Zeit vielfach geförderte Kenntniss des Peripatus gewonnen. Allerdings machte sich in dieser Hinsicht eine Ueberschätzung der auf die Anneliden hinweisenden Charaktere des Peripatus geltend, welche zu Zweifeln an der Einheit des Arthropodenstammes Veranlassung gab[1]). Da man nunmehr für die Myriopoden und Insecten durch den Peripatus eine directe Verbindung mit den Anneliden hergestellt sah, so blieb nur der Ausweg übrig für die Crustaceen, welche sich anscheinend weit von Peripatus entfernten und zum Theil weniger ursprüngliche Verhältnisse aufwiesen, als diese Form, eine selbstständige Ableitung vom Annelidenstamme anzunehmen. Durch die neueren Untersuchungen erscheint jedoch Peripatus mit den Arthropoden enger verknüpft zu sein, als man dies vermuthet hatte. Die Nephridien sind durch ein Endsäckchen (Cölomrest) abgeschlossen und weisen denselben Typus auf, welchen wir bei der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen wiederkehren sehen. Die

[1]) Solche Zweifel sind verschiedentlich ausgesprochen worden. Einen lebhaften Ausdruck finden sie z. B. in einem Artikel des Kosmos (Nr. 1), dessen ungenannter Verfasser sich auf Grund der Forschungen der vorhergehenden Zeit gegen die phyletische Einheit des Arthropodenstammes ausspricht. Ebenso erklärt sich Oudemans für die Auflösung der Abtheilung der „sogenannten Arthropoden“ (Nr. 8), und Spuren einer ähnlichen Auffassung kann man auch in einer neuerdings erschienenen Abhandlung von Fernald über die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden finden (Nr. 4). Allerdings leitet dieser letztere Autor die drei grossen Hauptäste des Arthropodenstammes, die Crustaceen, Arachnoiden und Insecten auf eine gemeinsame Wurzel zurück. Diese letztere findet sich aber nicht im Bereich der Anneliden, sondern geht bis auf unsegmentirte Formen zurück, von denen sich ebenfalls, aber nach einer anderen Richtung, die Anneliden ableiten. Von ihnen zweigt sich dann Peripatus ab, der somit keinen directen Zusammenhang mit jenen grossen Aesten des Arthropodenstammes besitzt, und ebenso sind von diesem die Myriopoden unabhängig. Bezüglich ihrer denkt Fernald wohl an eine Verbindung mit Peripatus. Jedenfalls wird man auch durch diese Auffassung nicht eine völlige Einheitlichkeit des Arthropodenstammes vertreten. Gegen eine solche spricht sich auch Kingsley (No. 7) aus, indem er die Crustaceen und Insecten trotz vieler übereinstimmender Merkmale von verschiedenen Ausgangspunkten herleitet.

definitive Leibeshöhle ist ein nach dem Untergang der Cölomsäcke durch Wiedererweiterung der primären Leibeshöhle sich entwickelndes Pseudocöl; das Herz zeigt den unter den Arthropoden allgemein verbreiteten Typus des mit seitlichen Ostienpaaren versehenen Rückengefässes. Auch die Entwicklung von Peripatus, für deren Verständniss wir von der leider zu wenig bekannten neuseeländischen Form ausgehen müssen, schliesst sich nahe an die übrigen Arthropoden an. Wir haben hier vor Allem ein dotterreiches Ei mit superficieller Furchung. Diejenigen Charaktere, durch welche Peripatus zu den Arthropoden in einen Gegensatz tritt, sind die Stellung und Beschaffenheit der nicht eigentlich gegliederten Extremitäten (wir sehen hierbei von den bezüglich ihrer Verwandtschaftsverhältnisse unsicheren Formen wie Tardigraden und Pentastomum ab), sowie vor allen Dingen der Bau der Augen, welchen wir als ein von den Annelidenahnen überkommenes Erbtheil betrachten müssen, das im Kreise der übrigen Arthropoden verloren gegangen und durch das Ommatealauge (Stemma und Facettenauge) ersetzt ist.

Es erscheint uns nach dem Gesagten gerechtfertigt, für sämmtliche Arthropoden (Peripatus mit eingeschlossen) einen einheitlichen Ursprung aus dem Annelidenstamme anzunehmen. Wenn wir jene hypothetische aus den Anneliden hervorgegangene Stammform der Arthropoden, für welche wir, wenn sie zum Ausgangspunkte sämmtlicher uns vorliegender Arthropodenclassen dienen soll, sehr ursprüngliche Charakter annehmen müssen, mit den Namen der Protostraken belegen, so sei damit zum Ausdrucke gebracht, dass die Crustaceen in gewissen Organisationsverhältnissen, vor Allem in dem auf die zweiästige Parapodienform zurückführbaren Gliedmaassenbau, im Anschluss auf die bei ihnen beibehaltene pelagische Lebensweise ursprüngliche Charaktere bewahrt haben. Ihnen gegenüber (und dieselbe Gliedmaassengestaltung findet sich zum Theil auch bei den Palaeostraken erhalten) muss die bei Peripatus sich findende Extremitätenform als eine im Anschlusse an das Landleben secundär abgeänderte Form betrachtet werden.

Von den Protostraken ausgehend dürfen wir — nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, wie schon oben bemerkt wurde, drei grosse Entwicklungsreihen des Arthropodenstammes annehmen, neben welchen noch eine Anzahl kleinerer selbstständiger Stämme aufrecht zu erhalten sind. Die eine führt durch die hypothetischen Urphyllopoden zu den Crustaceen, die zweite durch die Palaeostraken zu den Arachniden, die dritte durch Peripatus-ähnliche Formen zu den Myriopoden und Insecten. Als kleinere, selbständige Zweige des Arthropodenstammes sind wahrscheinlich die Pantopoden und die Tardigraden zu betrachten.

Wenn wir in Kurzem die allgemeinen Charaktere der Arthropoden gegenüber den Anneliden hervorheben wollen, so sei zunächst auf die stärkere Cuticularisirung der Haut und auf die mehr der Ventralseite genäherte Lage der Extremitäten, welche zum Theil als Kiefer gegeneinander wirken, hingewiesen. Der letztere Punkt ist von Wichtigkeit, weil die Kiefer der Anneliden nur cuticulare Abscheidungen des Vorderdarmes, keine Extremitäten, sind. Ferner sei die Rückbildung der Cölomsäcke und des Nephridialsystems erwähnt. Erstere werden durch ein secundär zur Ausbildung kommendes Pseudocöl, letztere werden bei den höheren Formen durch verschiedenartige als Neuerwerbungen zu betrachtende Excretionsapparate abgelöst. In directer Verbindung mit den Verhältnissen der Leibeshöhle steht das Fehlen eines geschlossenen Blutgefässsystems und die Ausbildung der für die Arthropoden typischen Herzform.

Als ein in der ganzen Arthropodenreihe wiederkehrender Charakter stellt sich uns ferner dar, dass der primäre Kopfabschnitt durch Beiziehung von ursprünglich hinter dem Munde gelegenen Segmenten erweitert wird. Es möchte ein lohnender, aber nach dem heutigen Stande unseres Wissens nur mit grösster Vorsicht zu unternehmender Versuch sein, für die Homologisirung der vordersten Gliedmaassenpaare in den verschiedenen Arthropodenreihen eine feste Basis zu gewinnen. Wir werden vielleicht aus den Verhältnissen der Gehirnsegmentirung erschliessen dürfen, dass die Antennen des Peripatus, der Myriopoden und Insecten den ersten Antennen der Crustaceen homolog sind. Dann würden wir die in die Mundhöhle aufgenommenen Kiefer von Peripatus, deren Ganglien eine ähnliche Annäherung an das Gehirn zeigen, wie die Antennenganglion der Crustaceen, vielleicht der zweiten Antenne der Crustaceen, die ja beim Nauplius noch als Kauorgan fungirt, gleichsetzen dürfen. Für die Myriopoden und Insecten würden wir vielleicht den vollständigen Verlust dieses Extremitätenpaares anzunehmen berechtigt sein, so dass die Mandibeln der Insecten (homolog den Oralpapillen von Peripatus) dann auf die Mandibeln der Crustaceen zu beziehen wären. Ferner möchten wir dafür eintreten, dass die Cheliceren der Arachniden den zweiten Antennen der Crustaceen entsprechen, wofür ebenfalls das Verhalten der mit dem Gehirn verschmelzenden Ganglien anzuführen ist. Das Homologon der ersten Antennen würde in diesem Falle verloren gegangen sein, aber es scheint, dass es als rudimentäres Organ in der Ontogenie noch auftritt (pag. 636). Die Pedipalpen würden somit den Mandibeln der Crustaceen und Insecten gleich zu setzen sein, während man bisher gewöhnlich die Cheliceren mit diesen Organen zu homologisiren pflegte.

Wie sich weiterhin die Extremitäten der einzelnen Abtheilungen mit einander vergleichen lassen, wird besser als durch Worte aus einer Betrachtung der Tabelle ersichtlich werden, welche wir nach den bisher bekannt gewordenen Thatsachen, besonders nach dem Bau und Entwicklungsmodus des Gehirns zusammenstellen, wobei allerdings zu bemerken ist, dass dies mit aller nöthigen Reserve geschehen sollte.

Tabelle zur Vergleichung der Extremitäten bei den Hauptgruppen der Arthropoden.

Crustaceen	Xiphosuren	Arachnoiden	Onycho-phoren	Myriopoden		Hexapoden
				Chilopoden	Diplopoden	
erste Antennen	—	—	Antennen	Antennen	Antennen	Antennen
zweite Antennen	Cheliceren	Cheliceren	Kiefer	—	—	—
Mandibeln	erstes Beinpaar	Pedipalpen	Oralpapillen	Mandibeln	Mandibeln	Mandibeln
erste Maxillen	zweites Beinpaar	erstes Beinpaar	erstes Beinpaar	erstes Unterkieferpaar	Unterkiefer	erste Maxillen
zweite Maxillen	drittes Beinpaar	zweites Beinpaar	zweites Beinpaar	zweites Unterkieferpaar	erstes Beinpaar	zweite Maxillen (Unterlippe)
erstes Thoraxbeinpaar	viertes Beinpaar	drittes Beinpaar	drittes Beinpaar	Kieferfusspaar	zweites Beinpaar	erstes Beinpaar
zweites Thoraxbeinpaar	fünftes Beinpaar	viertes Beinpaar	viertes Beinpaar	erstes Beinpaar	drittes Beinpaar	zweites Beinpaar
drittes Thoraxbeinpaar	erstes Abdominalbeinpaar	erstes Abdominalbeinpaar	fünftes Beinpaar	zweites Beinpaar	viertes Beinpaar	drittes Beinpaar

Eine Betrachtung der vorstehenden Tabelle lässt erkennen, dass die verschiedenen Regionen des Körpers (Kopf, Thorax und Abdomen) in den einzelnen Abtheilungen der Arthropoden nicht von gleichwerthigen Segmenten gebildet werden, d. h. dass die Einbeziehung von Segmenten bezüglich der Zahl der zur Verwendung kommenden Segmente eine verschiedene war. Dass in dieser Hinsicht eine bestimmte Regel nicht besteht, erkennen wir schon aus dem Verhalten der Crustaceen, bei denen die Heranziehung von Thoraxgliedmaassen zum Munde in den einzelnen Unterabtheilungen eine sehr verschiedene ist. Wenn wir daher sehen, dass auch in den grossen Abtheilungen des Arthropodenreiches die Extremitäten auf einander folgender Segmente eine heteromorphe Ausbildung gewinnen, so werden wir immer geneigt sein, dieselbe durch eine Verwendung zu verschiedenen Functionen zu erklären und werden nicht die Regionen gleichgestalteter Extremitäten mit einander homologisiren. So wird es durchaus statthaft sein, so, wie jene Tabelle es ausdrückt, Thorax- und Abdominalextremitäten der einen mit Kopf- und Brustgliedmaassen einer anderen Abtheilung in Homologie zu setzen. Dass dieses Verfahren berechtigt ist, zeigt nicht nur das schon oben erwähnte Verhalten der Crustaceen, sondern auch dasjenige solcher Arthropoden, denen wir höhere Ausbildung zuschreiben, wie der Insecten. Bei den Hymenopteren z. B. kann das erste Abdominalsegment zum Thorax treten (segment médiaire)[1]) und sich so gegenüber dem Hinterleib absetzen, dass es vielmehr als Thorax-, denn als Abdominalsegment erscheint. Ein Ausfall oder besser ein fast völliges Zurücktreten einzelner Segmente, wie wir es z. B. bei den Arachniden für die erste und bei den Myriopoden-Insecten für die zweite Antenne annehmen müssen (vgl. die Tabelle) scheint nur ausnahmsweise vorzukommen. Wir sehen hierbei von den Reductionen ab, welche der Körper der Arthropoden in vielen Fällen erleidet (z. B. bei gewissen Crustaceen, Arachniden, Pentastomen, sowie bei vielen Insecten) und welche vielfach zu einem völligen Zurücktreten der Segmentirung an einzelnen Körperregionen oder auch am Gesammtkörper führen, ja im letzteren Falle sogar ein Schwinden der Regioneneintheilung desselben zur Folge haben können. Derartige Reductionen können den Verlust nicht nur der Segmentirung, sondern auch der Extremitäten zur Folge haben (Pentastomum), womit ein Hauptcharakter der Arthropoden verloren geht, doch spricht auch dann noch die Entwicklung durch das Auftreten der mit Extremitäten versehenen Larven für die Arthropodennatur dieser Formen.

Litteratur.

Die weiteren Litteraturangaben finden sich bei den einzelnen Abtheilungen der Arthropoden.

1. **Anonymus.** *Bilden die Arthropoden eine natürliche Gruppe? Kosmos. 13. Bd. 1883.*
2. **Beddard, F. E.** *On the possible Origin of the Malpighian Tubules in the Arthropoda. Annals and Magazins Nat. Hist. 6. ser. Vol. 4. London 1889.*

[1]) Dem „segment médiaire“ der Dipteren darf nach Brauer's Untersuchungen (Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien, 85. Bd., 1. Abth. 1882) eine solche Bedeutung nicht mehr zugeschrieben werden, doch tritt offenbar auch bei den Dipteren eine enge Verbindung des Thorax mit dem Abdomen ein.

3. **Claus, C.** *Ueber den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen. Anz. der K. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1891. Nr. XII (Mai).*
4. **Fernald, H. F.** *The Relationships of Arthropods. Studies Biol. Laborat. Johns Hopkins Univ. Baltimore. Vol. IV. 1890.*
5. **Grenacher, H.** *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.*
6. **Grenacher, H.** *Ueber die Augen einiger Myriopoden. Arch. f. microsc. Anatomie. 18. Bd. 1880.*
7. **Kingsley, J. S.** *Is the group Arthropoda a valid one. Americ. Naturalist. Vol. XVII. 1883.*
8. **Oudemans, A. C.** *Ueber die Verwandtschaft und Classification der sog. Arthropoden. Tijdschrift Nederlandsche Dierkundige Vereenigung (2). Deel I. 1887.*
9. **Spencer, B.** *On the Anatomy of Megascolides australis, the Giant Earth-worm of Gippsland. Trans. Roy. Soc. Vict. Vol. I. 1888.*
10. **Watase, S.** *On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. Studies from the Biol. Laborat. Johns Hopkins Univ. Baltimore. Vol. IV. 1890.*

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

XXV. Capitel.

AMPHINEUREN.[1])

Systematik: A. Solenogastres.

Neomenia — Proneomenia — Dondersia — Chätoderma.

B. Chitones.

Chiton.

Es scheint, dass man in den Amphineuren die niedersten Vertreter des Molluskentypus vor sich hat, zumal Formen wie Proneomenia mit langgestrecktem, beinahe drehrundem und äusserlich ganz wurmähnlichem Körper, welcher sich auch wie der eines Wurmes aufzuringeln vermag (Fig. 687), deuten bei dem Fehlen der sonst für die Mollusken so charakteristischen Schale (bezw. der embryonalen Schalenanlage) darauf hin. Leider ist die Entwicklung gerade derjenigen Formen, welche man mit für die ursprünglichsten zu halten geneigt ist, nicht bekannt, wie man überhaupt nur wenig über die Entwicklung der Amphineuren weiss. Am besten ist noch die Entwicklung von Chiton studirt worden (Lovén, Kowalevsky) und neuerdings hat man auch einiges von der Entwicklung eines vor noch nicht langer Zeit aufgefundenen Solenogasters (Dondersia) kennen gelernt (Pruvot No. 13). Da die Chitonentwicklung eingehender bekannt und diejenige der letztgenannten Form vielfach darauf zu beziehen ist, so wenden wir uns ihr zuerst zu.

---

[1]) **Mollusken.**
I. Amphineuren.
II. Lamellibranchier.
III. Solenoconchen.
IV. Gastropoden.
V. Cephalopoden.
Ueber die Anordnung dieser Abtheilungen der Mollusken und ihrer Beziehung zu einander wird im XXX. Capitel gesprochen werden.

I. Die Entwicklung von Chiton.

Nachdem bereits vor langen Jahren Sven Lovén die Larven und deren Entwicklung beschrieben hatte (No. 10), ist die Chitonentwicklung später durch Alex. Kowalevsky unter Zuhilfenahme moderner Methoden wieder aufgenommen worden (No. 6—8).

Die Ablage und Beschaffenheit der Eier. Die Eier werden im unbefruchteten Zustande aus den Genitalgängen in den Kiemenraum des Weibchens gebracht, wo sie durch das vom Männchen in's Wasser entlassene Sperma befruchtet werden, um sodann einzeln oder in Gruppen zur Ablage zu kommen. Sie werden dann frei im Wasser aufgefunden; doch kann auch, wie bei Chiton polii das Weibchen die Eier bis zur Reife des Embryos im Kiemenraum aufbewahren. Die Eier sind von einer Hülle umgeben, welche eine polygonale Felderung und, darauf sich erhebend, ziemlich hohe, stachelähnliche Aufsätze zeigt. Die Form der letzteren variirt bei den verschiedenen Arten und Genera. Das Ei selbst scheint nicht sehr dotterreich zu sein.

1. Die Furchung und Keimblätterbildung.

Die Furchung der Eier ist anfangs ziemlich äqual. Das Ei wird durch zwei Meridionalfurchen in vier ungefähr gleich grosse Blastomeren zerlegt. Im Stadium von acht Blastomeren macht sich aber bereits eine Differenz der am animalen Pol gelegenen Furchungskugeln geltend, indem sich vier grössere (vegetative) und vier etwas kleinere (animale) Blastomeren unterscheiden lassen. Der animale Pol ist durch die ziemlich genau an den Schnittpunkt der Furchungsebenen gelegenen Richtungskörper gekennzeichnet. Auch bei der weiteren Theilung bewahren die Blastomeren der vegetativen Hälfte zunächst einen grösseren Umfang, während die am animalen Pol gelegenen sich rascher theilen und dadurch an Grösse abnehmen. Wie in den ersten Stadien macht sich auch in den späteren eine gewisse Uebereinstimmung mit den bei den Gastropoden obwaltenden Verhältnissen geltend, für welche ein aus vier Makro- und vier Mikromeren bestehendes Stadium besonders charakteristisch ist (Fig. 580 *C*, pag. 994). Darin spricht sich eine Art radiärer Gestaltung des Keimes aus, die bei den Gastropoden auf etwas späterer Stufe noch mehr hervortritt (Fig. 580 *D* und *E*) und nach Kowalevsky's Abbildungen auch bei Chiton in ähnlicher Weise angetroffen wird. Anfangs scheint die Vermehrung der Zellen in sehr regelmässiger Weise zu erfolgen, während dies später weniger der Fall ist.

Als Resultat der Furchung ergiebt sich eine etwas abgeplattete und daher halbkugelförmige Keimblase, deren vegetativer Pol aus verhältnissmässig wenigen, aber sehr umfangreichen Zellen gebildet wird (Fig. 541 *A*). Mit fortschreitender Theilung der Zellen erfolgt an ihr die Einstülpung der vegetativen Hälfte (*B*). Dabei wurde die auch vorher nur wenig umfängliche Furchungshöhle verdrängt. Die anfangs mehr niedergedrückte Invaginationsgastrula (*B*) streckt sich sodann in der Richtung der Längsaxe (*C*). Auch der Urdarm wird umfangreicher. An ihm treten in der Nähe des Blastoporus zwei Zellen von besonders grossem Umfang gegen die übrigen hervor (Fig. 541 *C*, *m*). Diese zunächst in der Continuität des Entoderms liegenden Zellen, sowie andere, welche neben ihnen gelegen sind, stellen die Anlage des

mittleren Keimblattes dar. Sie rücken bald aus der Reihe der Entodermzellen in die Furchungshöhle hinein (*D*, *m*). Zunächst scheint die so entstandene Anlage des Mesoderms, ihrer Bildungsweise entsprechend, eine regelmässige bilaterale Anordnung zu besitzen, d. h. man sieht zwei

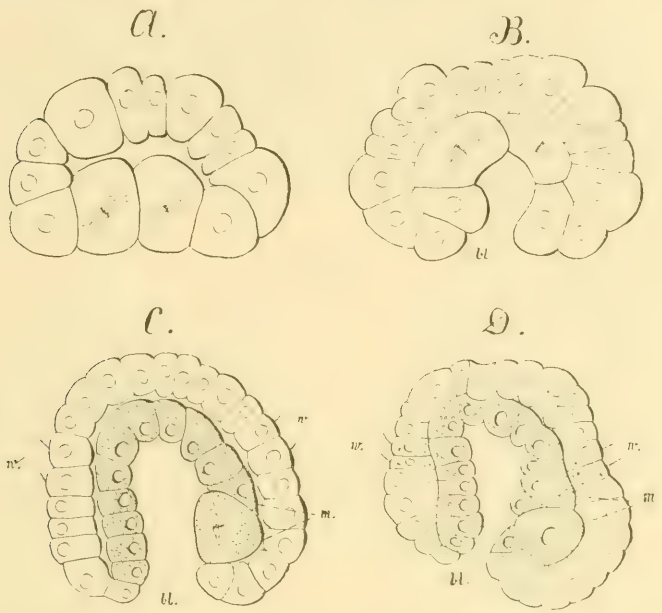


Fig. 541. *A—D* Schnitte durch Embryonen von Chiton polii auf dem Stadium der Blastula und Gastrula (nach Kowalevsky).
bl Blastoporus, *m* Anlage des Mesoderms, *w* Anlage des Wimperkranzes.

Gruppen grösserer Zellen neben dem Blastoporus gelegen. Diese regelmässige Anordnung geht jedoch bald verloren, indem sich die Zellen, welche weitere Theilungen durchmachen, zerstreuen. Insofern, und vielleicht auch seiner Entstehungsweise nach, lässt sich das Verhalten des Mesoderms von Chiton mit demjenigen anderer Mollusken (Lamellibranchiaten, pag. 930, Gastropoden, pag. 1000) vergleichen.

2. Die Ausbildung der Larvenform.

Noch ehe die Bildung der Keimblätter soweit fortschreitet, wie dies dargestellt wurde, vollziehen sich auch Aenderungen in der äusseren Gestalt des Embryos. Zunächst zeichnen sich im Umkreis der Gastrula zwei hinter einander liegende Reihen von Zellen dadurch aus, dass sie Wimpern erhalten (Fig. 541 *C*, *w*), wodurch ein vorderer von einem hinteren Abschnitt der Larve geschieden wird. Desgleichen bedeckt sich eine, an dem der Einstülpungsöffnung abgewendeten Pole liegende Gruppe von Zellen mit Wimpern. Die beiden Gebilde stellen die Anlagen des Wimperkranzes und des Wimperbüschels am Scheitelpol der Larve dar (Fig. 542 und 543 *w* und *ws*). Ganz ähnlich gestaltete Embryonalstadien werden bei anderen Mollusken, z. B. Patella, angetroffen (Fig. 590, pag. 1006). Aus zwei Reihen von Zellen sehen wir den prä-

oralen Wimperkranz auch bei den Muschellarven gebildet. Diese Zweireihigkeit scheint das gewöhnliche Verhalten darzustellen; bei Patella sind allerdings drei Zellreihen vorhanden (Fig. 592 und 593, pag. 1007).

Mit der Streckung des Körpers in der Richtung der Hauptaxe nimmt der bisher polar gelegene Blastoporus eine andere Lage und Form an. Er rückt nämlich an der Seite der Larve, welche der späteren Ventralfläche entspricht, allmählich gegen den Wimperkranz hin, indem die Dorsalseite eine grössere Ausbreitung erfährt (Fig. 541 *B—D*). Während die Form des Blastoporus vorher ungefähr kreisrund war, zieht er sich bei seiner Lageveränderung etwas in die Breite und nimmt, so weit sich dies aus der gegebenen Darstellung erkennen lässt, zunächst die Form eines quer gerichteten Spaltes an (Fig. 543 *B*). Unterdessen

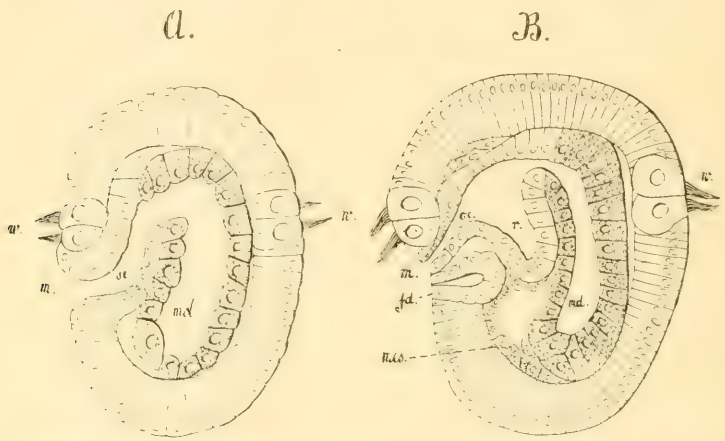


Fig. 542. *A* und *B* Mediane Längsschnitte durch Embryonen von Chiton polii auf verschiedener Altersstufe (nach Kowalevsky).

fd Fussdrüse, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oe* Vorderdarm, *r* Radulasack, *w* Wimperkranz.

rückt die Oeffnung immer mehr gegen den Wimperkranz hin und wird schliesslich unmittelbar hinter diesem gefunden (Fig. 542 *A*). Diese spaltförmige Oeffnung entspricht aber jetzt nicht mehr völlig dem Blastoporus, da sich das denselben umgebende Ectoderm in die Tiefe senkt und dadurch der eigentliche Urmund an das innere Ende eines sich mehr und mehr vertiefenden, seitlich comprimirten Ectodermrohres zu liegen kommt (Fig. 542 *A*, *oe*). Die Ectodermeinstülpung stellt die Anlage des Vorderdarmes dar. An ihr tritt später in Form einer ventralen Aussackung die Radulatasche auf (Fig. 542 *B*, *r*).

Die geschilderte „Verschiebung" des Blastoporus zeigt grosse Uebereinstimmung mit den Vorgängen, welche wir bei den Gastropoden (pag. 1019) kennen lernen werden, und man ist geneigt, hier wie dort an einen von hinten nach vorn erfolgenden Schluss eines ursprünglich spaltförmigen Blastoporus zu denken.

Durch das stärkere Wachsthum der hinter dem Wimperkranz gelegenen Parthie tritt der vorher überwiegende vordere Abschnitt mehr zurück (Fig. 541 und 542). Der jetzt etwa birnförmig gestaltete Embryo kann bereits auf diesem Stadium frei werden. So verhält es sich z. B.

bei dem von Lovén untersuchten Chiton marginatus. Die Larven dieser Form tragen am Scheitelpol einen langen Wimperschopf (Fig. 543 *A*). Bei anderen Chitonen verbleiben die Embryonen länger im Ei und nähern sich, ehe sie zu freiem Leben gelangen, schon mehr der Gestaltung des ausgebildeten Thieres (Fig. 543 *C*).

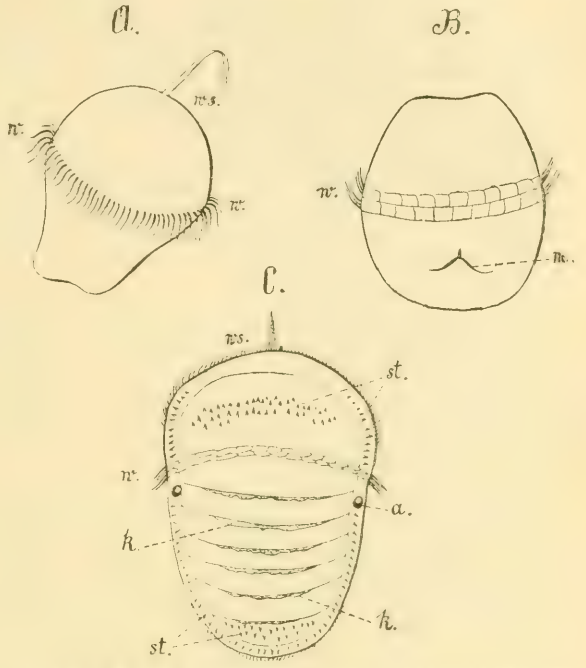


Fig. 543. *A* Larve von Chiton marginatus nach Lovén *B* Embryo und *C* Larve von Chiton polii (nach Kowalevsky).

a Auge, *k* Anlage der Kalkplatten, *m* Mund, *st* Stacheln, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

Die Chitonlarven zeigen Aehnlichkeit mit den Larven der Anneliden, und da wir bei anderen Mollusken die Trochophoraform in einer mit den Anneliden larven höchst übereinstimmenden Weise wiederfinden (vgl. Fig. 558, 591, 593), so werden wir auch hier zu einer solchen Vergleichung berechtigt sein, wenn auch die Uebereinstimmung nicht eine so vollständige ist. Wir sehen einen präoralen Wimperkranz vorhanden. Entstehung und Lage der einzelnen Abschnitte des Darmcanals ist dieselbe wie bei der Trochophora. Ein After ist bei der Larve zunächst nicht vorhanden; der Enddarm tritt erst in späterer Zeit am Körperende in Form einer Ectodermeinsenkung auf (Fig. 549). Ein für die Auffassung der Larven besonders wichtiges Organ, die Scheitelplatte, ist in früheren Stadien nicht vorhanden, doch entsteht das Cerebralganglion später an derselben Stelle, und bei den freischwärmenden Larven von Chiton polii wird es unter dem Wimperschopf des Scheitelpoles gefunden (Fig. 545), darf also als Scheitelplatte gedeutet werden. Demnach würden zu einer vollständigen Vergleichung nur noch die Urnieren fehlen. Diese sind bisher nicht gefunden worden, während sie anderen Molluskenlarven zukommen (pag. 938 und 1015).

3. Die weitere Ausbildung der Larve und die Metamorphose.

Die Veränderungen, welche die Larve erleidet, bestehen zunächst in einem beträchtlichen Wachsthum des postoralen Abschnittes (Fig. 542 und 545), durch welchen Vorgang man an das Auswachsen des postoralen Abschnittes der Annelidentrochophora in den Rumpf des Wurmes erinnert wird (Fig. 120, pag. 177, vgl. hierzu auch Cap. XXX). Hier ist

es besonders die Rückenfläche, welche stark an Umfang zunimmt (Fig. 545). Bei verschiedenen Chitonen vollziehen sich diese Veränderungen noch am Embryo, und da diese Formen besser studirt sind, im übrigen aber die betr. Vorgänge sehr gleichartig verlaufen, so betrachten wir sie bei derartigen Formen.

Zu den Organen, welche wir bereits von der Larve kennen lernten, kommt bereits auf einer ziemlich frühen Entwicklungsstufe ein weiteres hinzu, welches das Aussehen einer sackförmigen Drüse besitzt und hinter der Mundöffnung ausmündet (Fig. 542 *B fd*). Nach Kowalevsky ist dieses Organ, welches er als Fussdrüse anspricht, unpaar und soll aus einer Verdickung und Einsenkung des Ectoderms seinen Ursprung nehmen, obwohl diese Entstehung nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Der „Fussdrüse" entsprechende Bildungen werden wir bei den Gastropoden wieder antreffen. Bei Chiton ist ihre Natur noch nicht völlig festgestellt. Sie scheint später rückgebildet zu werden; zunächst schliesst sich ihr Ausführungsgang. Kowalevsky sieht sie daher für ein Larvenorgan an.

Mit der Verlängerung des postoralen Körpertheiles streckt sich auch der Darm in die Länge (Fig. 545); die Verbindung seines hinteren Theiles mit der Aussenwelt ist aber noch nicht hergestellt. Es wurde bereits früher (pag. 184 und 199) gezeigt, dass bei den Trochophoralarven der Anneliden der After fehlen oder der Darm sich sogar auf einer noch tieferen Ausbildungsstufe befinden kann.

Das Mesoderm, dessen Entstehung aus zwei zuerst in der Continuität des Entoderms und später neben dem Blastoporus in der Furchungshöhle gelegenen Zellengruppen wir bereits früher kennen lernten, ist zellenreicher geworden und hat sich mit dem fortschreitenden Wachsthum der Larve zwischen Ectoderm und Entoderm ausgebreitet. Wie bei seiner Entstehung zeigt es auch jetzt noch eine bilaterale Anordnung, d. h. man findet in ziemlich jungen (ungefähr der Fig. 543 *B* entsprechenden, 12 Stunden alten, oder wenig älteren) Embryonen das Mesoderm in Form zweier compacter Zellstreifen, welche ventral vom Entoderm gelegen sind. Man wird dieselben als Mesodermstreifen ansprechen dürfen, um so mehr, als sie späterhin eine Spaltung erfahren, welche zur Bildung einer dem embryonalen Darm anliegenden (splanchnischen) und einer das Ectoderm bekleidenden (somatischen) Schicht Veranlassung giebt (Fig. 544 *A* und *B*). Die dazwischen gelegene (also paarige Höhlung, *coe*) ist demnach als echtes Cölom anzusehen. Dasselbe kommt früher im vorderen als im hinteren Körpertheil zur Ausbildung. Wenn im ersteren bereits zwei deutliche, beinahe epithelial begrenzte Höhlen vorhanden sind, ist im letzteren noch eine compacte Zellenmasse zu bemerken. Man wird hierdurch ohne Zweifel an die bei den Anneliden obwaltenden Verhältnisse erinnert. Uebrigens soll gleich hier erwähnt werden, dass die geschilderte regelmässige Anordnung des Mesoderms schon bald wieder verloren geht, indem sich die Mesodermzellen in der auch für die übrigen Mollusken charakteristischen Weise in der primären Leibeshöhle verbreiten (Fig. 545, 549). Ein grösserer Complex von Mesodermzellen, welcher zunächst als dichte Masse am hinteren Ende des Körpers liegen bleibt (Fig. 545), liefert später das Hauptmaterial für die Bildung verschiedener Organe (Circulations-, Excretions- und Genitalorgane).

Nach der vorstehenden Schilderung zeigt das Mesoderm bei Chiton ein besonders ursprüngliches Verhalten, da die Cölomsäcke sehr umfangreich sind und der bei weitem grösste Theil des bis zu dieser Zeit gebildeten Mesoderms in Beziehung zu ihnen steht (Fig. 544 *A* und *B*). Bei den anderen Mollusken sind sie weit weniger umfangreich und nehmen nicht die charakteristische Gestaltung an, wie wir sie für die Anneliden kennen gelernt haben. Zumeist erfahren die Mesodermstreifen bereits sehr früh eine Auflösung. In ihrem Rest, wenn nicht gar in den schon zerstreuten Mesodermtheilen, tritt eine Spaltung auf, welche die (dem Cölom entsprechenden) Pericardialhöhlen entstehen lässt. Es wäre von Wichtigkeit zu erfahren, wie sich bei den Amphineuren das Pericardium zu der ersten (bilateralen und gespaltenen) Mesodermanlage verhält, zumal bei ihnen insofern noch sehr ursprüngliche Verhältnisse obwalten können, als die Genitaldrüsen in directer Verbindung mit dem Pericardium stehen und die Geschlechtsproducte also direct in dieses, wie bei den Anneliden in die Leibeshöhle, gelangen und von da durch die Nephridien nach aussen geleitet werden (Solenogastren).

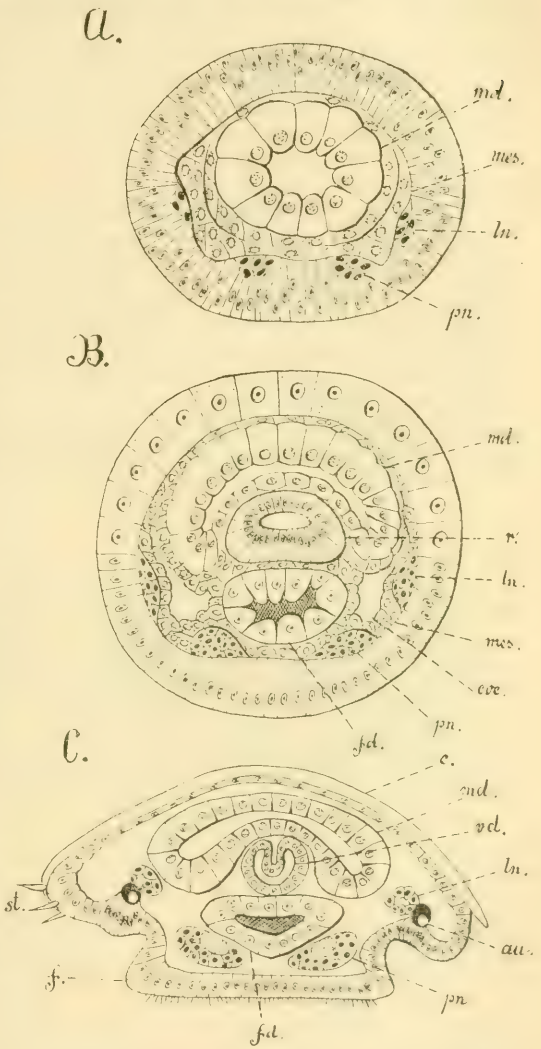


Fig. 544. *A—C* Querschnitte durch Embryonen, bezw. Larven *(C)* von Chiton polii (nach Kowalevsky).

A ist durch den hinteren Körpertheil eines jüngeren Embryos, *B* und *C* sind durch den vorderen Körpertheil älterer Stadien geführt.

au Auge, *c* cuticulare Ausscheidung am Rücken (Schale), *coe* Mesodermhöhle, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *ln* Lateralnervenstrang, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *pn* pedaler Nervenstrang, *r* Radulatasche, *st* Stacheln, *vd* Vorderdarm.

Das centrale Nervensystem, welches bei Chiton aus je zwei vom Schlundring abgehenden, starken Pedal- und Visceralängsstämmen gebildet wird, entsteht durch Differenzierung zelliger Stränge am Ectoderm und durch Abspaltung derselben von dem letzteren. Einige Phasen dieses

Vorgangs sind an den, durch verschiedene Körpergegenden von Embryonen differenter Altersstadien geführten Querschnitten, Fig. 544 *A—C*, *pn* und *ln* zu erkennen. Auf ganz ähnliche Weise, nämlich in Form zweier neben einander liegender Verdickungen des Ectoderms am Vorderkörper kommt der als Cerebrelganglion zu deutende, vordere Abschnitt des Nervensystems zu Stande. Nach Kowalevsky's Darstellung erscheint dieses Gebilde als rundliche, am Scheitelpol, unterhalb des Wimperschopfes gelegene Zellenmasse (Fig. 545, *cg*).

Wir glaubten die Anlage des Cerebralganglions mit der Scheitelplatte der Trochophoralarven vergleichen zu dürfen (pag. 913). Die Verbindung derselben mit den Seitenstämmen des Nervensystems in der Larve dürfte noch nicht mit Sicherheit klar gestellt sein. Kowalevsky sprach von einer Discontinuität beider Organe. Von ähnlicher Bedeutung und Entstehung (bezüglich seiner Natur als Ganglion) ist die als viscerales Ganglion bezeichnete Zellenanhäufung am hinteren Körperende (Fig. 545, *hg*).

Eigentliche Ganglien kommen übrigens am Nervensystem von Chiton nicht zur Ausbildung, sondern dieses setzt sich aus Strängen zusammen, welche aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehen, immerhin scheint aus den ontogenetischen Befunden Kowalevsky's hervorzugehen, dass diese an der vorderen und hinteren Parthie eine stärkere Anschwellung erfahren. Die Bildung der Commissuren dürfte wohl in ähnlicher Weise erfolgen, wie diejenige der Längsstämme.

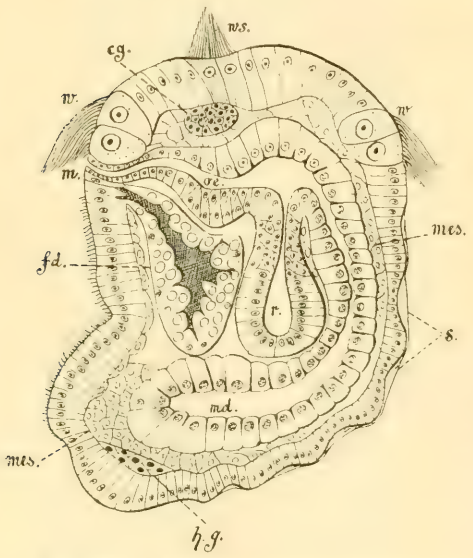


Fig. 545. Längsschnitt eines Chitonembryos (nach Kowalevsky).

cg Cerebralganglion, *fd* Fussdrüse, *hg* viscerales Ganglion, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oe* Vorderdarm, *r* Radulasack, *s* Schalenanlage, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf.

Ungefähr auf der geschilderten Organisationsstufe verlässt der Embryo von Chiton polii und olivaceus das Ei und wird zur freischwärmenden Larve. Diese zeigt sogar schon eine bisher noch nicht berührte weitere Differenzirung, indem an der Rückenfläche eine Art von Segmentirung aufgetreten ist. Es lassen sich sieben hinter einander liegende Abschnitte unterscheiden, welche durch flache Furchen von einander geschieden werden (Fig. 545 und 549). Durch diese Bildung wird bereits die Schale des Chiton angedeutet; allerdings setzt sich dieselbe aus acht Platten zusammen, doch wird die achte erst später angelegt.

Die Körperbedeckung der Chitonen ist von zweierlei Art; sie besteht aus den acht am Rücken hinter einander liegenden Kalkplatten und aus isolirten Stachel- oder Plattenbildungen, welche vor, hinter und seitlich von den Rückenplatten gefunden werden (Fig. 548, *st*). Diese Stachelbildungen sind von besonderem Interesse, weil sie nicht nur für die

Chitonen, sondern auch für die ganze Abtheilung der Amphineuren ein charakteristisches Merkmal bilden.

Nach Kowalevsky's Angabe sollen bei den Larven der Chitonen die Stacheln im Innern von Zellen ihren Ursprung nehmen. Danach sind die Zellen dort, wo die Stacheln später entstehen, vacuolenreich, und in diesen Zellen sollen die Spicula angelegt werden, um schliesslich nach aussen durchzubrechen. Diese von Kowalevsky an Larven bezw. Embryonen gewonnenen Ergebnisse lassen sich nicht recht mit den Beobachtungen über die Stachelbildung vereinigen, welche von anderen Forschern (so früher von Reincke No. 14 und neuerdings besonders von Blumrich No. 1) an ausgebildeten Chitonen und anderen Amphineuren (z. B. an Proneomenia von Thiele No. 1) gemacht wurden. Danach entstehen die Stacheln als cuticulare Ausscheidungen in Einsenkungen des Mantelepithels. Dieses letztere ist von einer dicken Cuticula überlagert (Fig. 546 bis 548, *c*).

Am Mantelepithel sind papillenartige Wulstungen zu erkennen (Fig. 546 *A*), in denen später die Bildung der Stacheln vor sich geht. Wenn dann der Stachel auftritt, erscheint der ihn umschliessende Ectodermtheil als eine Einsenkung (*B*). Diese Papillen differenziren sich in der Weise,

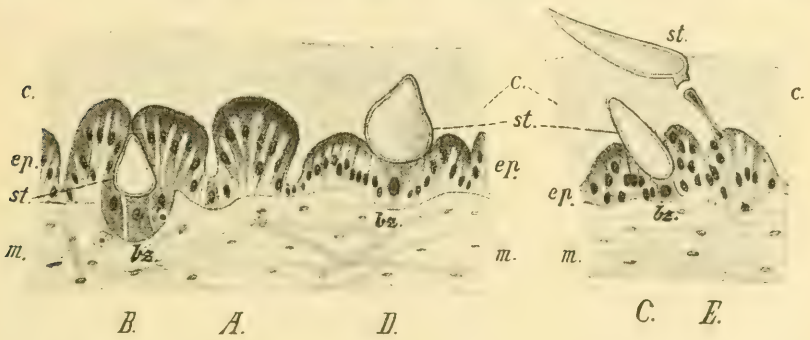


Fig. 546 und **547**. Zwei Schnitte durch die Körperbedeckung am Mantel von Chiton polii (nach Blumrich).

A Epithelpapille ohne Stachelbildung, *B—D* Papillen in verschiedenen Stadien der Stachelbildung, *E* späteres Stadium derselben.

bz Bildungszelle der Stacheln, *c* cuticulare Körperdecke, *ep* Mantelepithel, *m* Mantelgewebe, *st* Stacheln.

dass an ihrer Basis breitere Zellen auftreten, an welche sich nach den Seiten hin schwächere Zellen anschliessen (Fig. 546 *B*), wodurch das ganze Gebilde den Charakter einer Ectodermeinsenkung annimmt. Eine besondere basale Zelle (*bz*) soll vor allen Dingen als Bildungszelle des Stachels anzusehen sein. Dieser letztere ist zunächst als kleines rundliches Gebilde im Innern der Papille zu erkennen. Er nimmt sodann an Umfang zu (Fig. 546 *B*), drängt die Zellen der Papille auseinander und tritt aus denselben heraus (*C* und *D*). Indem die Epithelzellen in der Umgebung der Papille fortwährend cuticulare Substanz absondern, wird der Stachel in die Höhe gedrängt. Dabei zieht sich die basale (Bildungs-) Zelle, welcher er bisher aufsass, fadenförmig aus (Fig. 547 *E*). Der Stachel bleibt also lange Zeit mit ihr in Verbindung. Die Basis des Stachels, welche im Gegensatz zu dem kalkigen (den bei weitem grössten Theil des Stachels bildenden) Schaft aus

einer chitinartigen Substanz besteht und becherartig den Schaft umgiebt, wird zum Theil weit von den umgebenden Papillenzellen abgeschieden. Durch diese soll der Stachel übrigens auch die ihm eigene Zeichnung erhalten. Der Abschluss der Stachelbildung ist durch die Abscheidung eines zapfenförmigen Endkölbchens von Seiten der Bildungszelle erreicht. Dann löst sich dieselbe vom Stachel ab. Uebrigens können die benachbarten Zellen noch einen aus mehreren Stücken zusammengesetzten Chitinring um die Basis des eigentlichen Stachels abscheiden.

Bei dieser Bildungsweise der Stacheln ist auffällig, dass sie eine gewisse Aehnlichkeit mit der Entstehung der Borsten in Ectodermeinsenkungen bei den Anneliden zeigt, worauf schon früher verschiedentlich hingewiesen wurde (Reincke, Semper, v. Jhering) und worauf neuerdings Hatschek und Thiele wieder grosses Gewicht legen. Es soll von diesem Punkte noch weiter unten die Rede sein (Cap. XXX).

Während die Stacheln eine Bildung sui generis darstellen, lassen sich die Rückenplatten mit der Schalenbildung anderer Mollusken vergleichen. Die Lage am Rücken der Larve entspricht der Orientirung der Schalendrüse bei den Larven der Lamellibranchiaten und Gastropoden (vgl. Fig. 554, 555, pag. 929 und 933 und Fig. 596, 597, pag. 1015). Wie bei diesen Formen, tritt zunächst eine Cuticula über dem Epithel auf (Fig. 545, *s*) und unter ihr gelangt dann die Kalksubstanz zur Abscheidung (Fig. 549, *k*). Jede Platte wird für sich angelegt, und zwar findet die Kalkabsonderung zuerst an der vorderen Begrenzung des betreffenden Abschnittes statt (Fig. 543 *C*, *k*), um von da aus nach hinten fortzuschreiten.

Die Gliederung der Schale stellt eine Besonderheit der Chitonen dar und wird bei anderen Mollusken nicht gefunden. Sie bringt den Eindruck einer Segmentirung hervor (Fig. 543 *C*, 549), kann aber nicht als solche aufgefasst werden, da ihr keinerlei innere Gliederung des Körpers entspricht. Vielleicht lässt sich die Gestaltung der Schale eher auf die Art und Weise ihrer Entstehung zurückführen. Wir lernten bereits als cuticulare Bildungen die Stacheln kennen, die von besonderem Interesse sind, weil sie bei so ursprünglichen Mollusken wie den Solenogastren die einzigen Hartgebilde des Integumentes ausser der Cuticula darstellen. Es wurde bereits erwähnt, dass diese Stacheln Plattenform annehmen können, und wenn man die Ausbildung in's Auge fasst, welche diese Stacheln z. B. bei einer ganz jungen Dondersia erhalten können (vgl. Fig. 550 *C*, pag. 923), so liegt die Vermuthung immerhin nahe, dass sich die Rückenplatten der Chitonen aus solchen modificirten Stacheln herausgebildet haben könnten[1]), sei es durch Verbreiterung einzelner Stacheln, sei es durch Verschmelzung mehrerer von ihnen zu einer einzigen Platte. Speciell jene Dondersia, welcher eigentliche Rückenplatten nicht zukommen, scheint in der Jugend durch die Anordnung der breiten blattförmigen Spicula am Rücken eine merkwürdige Aehnlichkeit mit dem Verhalten der Chitonen zu haben. Wir werden von der ersten Entstehung der Schale bei den Mollusken weiter unten noch zu sprechen haben (Cap. XXX).

[1]) Die Zurückführung der Rückenplatten der Chitonen auf deren Stacheln ist schon von Gegenbaur (in seinem Grundriss der vergl. Anatomie, 1878) vorgenommen worden, und ihm schliesst sich auch Blumrich neuerdings wieder an, während Thiele für die Rückenplatten und Stacheln eine verschiedenartige Entstehung annehmen und die ersteren zum Theil (das Articulamentum) für ein inneres Hautskelet erklären möchte.

Die Rückenplatten der Chitonen bestehen aus zwei Schichten, aus einer oberen, welche sich in die dicke Cuticula des Mantels fortsetzt, dem sog. Tegmentum und einer darunter liegenden verkalkten Schicht, dem Articulamentum, (Fig. 548, *t* und *a*). Bei einer Zurückführung der Schale auf die Stacheln müsste man das Articulamentum aus letzteren entstanden denken, und diese, wie ihre Entstehung es leicht erklärlich machte (Fig. 546 und 548), unterhalb der Cuticula liegen bleibend und hier ausgebreitet sein lassen. Die Cuticula wird über den so entstandenen Kalkplatten zum Tegmentum der Schale. Das Erhaltenbleiben einzelner modificirter Stacheln oder Stachelcomplexe, welches die Gliederung der Schale in einzelne Platten

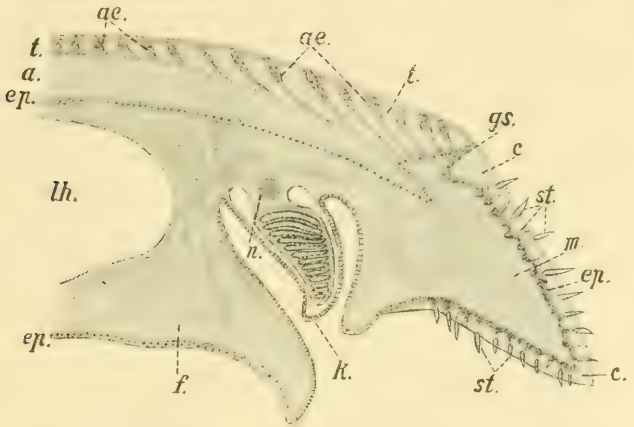


Fig. 548. Theil eines Querschnittes durch einen Chiton (in schematischer Darstellung, hauptsächlich nach Blumrich).

a Articulamentum, *ae* Aestheten (epitheliale Faserstränge), *e* Mantelcuticula, *ep* äusseres Körper- und Mantelepithel, in der Gegend des Mantels Papillen bildend, *f* Fuss, *gs* gesimsartiger Vorsprung des Mantels, *k* Kieme, daran links die Kiemenarterie, rechts die Kiemenvene durchschnitten; zwischen beiden der seitliche (Kiemen-Visceral-) Nervenstrang (*n*), *lh* Leibeshöhle, *m* Mantel, *n* seitlicher Nervenstrang, *st* Stacheln, *t* Tegmentum, darüber noch eine dünnere, besonders differenzirte Cuticularschicht.

bedingt, dürfte dann durch die Lebensweise der Thiere zu erklären sein, deren anfangs vielleicht noch langgestreckter Körper sich einzurollen vermochte.

Die Schale der Chitonen ist ausser durch die Gliederung noch durch das Vorhandensein zelliger Stränge in ihrem Innern ausgezeichnet. Es sind dies die aus einer grösseren oder geringeren Anzahl langgestreckter Zellen zusammengesetzten einfachen oder verzweigten sog. Aestheten (Fig. 548, *ae*). Dieselben kommen zumal dem Tegmentum zu und erstrecken sich von dessen Oberfläche, wo ihnen eine cuticulare Kappe aufsitzt, bis zu einer gesimsartigen Falte des Mantels am Seitenrande der Schale (Fig. 548 *gs*). Diese Zellenstränge sind aus Epithelzellen des Mantels hervorgegangen, welche während der Ausscheidung der Cuticula durch die umgebenden Zellen eine bedeutende Längsstreckung erlitten. Während der Theil des Mantels, welchem sie angehören und welchem die Abscheidung des Tegmentums obliegt, bei dem Wachsthum der Schale bedeutend nach den Seiten hin verlagert wird, bewahren sie infolge ihrer Längsstreckung die Verbindung mit der Schalenoberfläche und wurzeln in der seitlichen Erhebung des Mantels (Fig. 548).

Zum Theil allerdings wird diese schliesslich auch zur Abscheidung von Kalksubstanz verwendet; so gelangen die Aestheten auch in das Articulamentum, und dieses erscheint dann von ihnen durchbohrt. Man hat diese Gebilde für Sinnesorgane gehalten; Tastorgane sind sie wohl kaum, doch dienen sie vielleicht anderen, uns nicht recht verständlichen Sinneswahrnehmungen. Als weitere Modificationen der Aestheten sind gewiss die von Moseley (No. 11) entdeckten Augen auf den Schalen einiger exotischen Chitonen anzusehen.

Wie aus den Fig. 545—549 deutlich hervorgeht, erscheint die Schale der Chitonen ganz wie die anderer Mollusken als eine cuticulare Bildung. Während das Articulamentum infolge seiner directen Lagerung auf dem Epithel leichter ein Dickenwachsthum aufweisen kann, kommt dem Tegmentum hauptsächlich ein Flächenwachsthum zu.

Die besprochene Ausbildung der Schale erfolgt zum Theil noch während des Larvenlebens. Da einige Chitonen aber erst sehr spät die Eihülle verlassen, so währt für diese die Zeit des freien Umherschwärmens nur verhältnissmässig kurz. Ein Zeichen für die beginnende Metamorphose ist darin gegeben, dass die Zellen des Wimperkranzes, welche sich von Anfang an durch besondere Structur und Grösse vor den umgebenden Zellen auszeichneten (Fig. 545 und 549, *w*), zu degeneriren beginnen

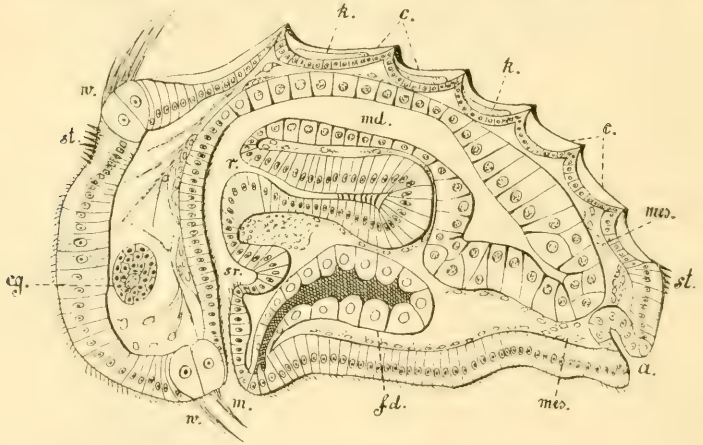


Fig. 549. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Chiton, welcher der Larve noch sehr nahe steht (nach Kowalevsky).

a After, *c* Cuticula der Schale, an welcher die dunkel gehaltenen Parthien nach Kowalevsky diejenigen Stellen bezeichnen, wo besonders die Weiterbildung der Schalenplatten vor sich geht, *cg* Cerebralganglion, *fd* Fussdrüse, *k* Kalkabscheidungen in der Schale, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *r* Radulatasche, *sr* Subradularorgan, *st* Stacheln, *w* Wimkerkranz.

und von den benachbarten Zellen verdrängt werden. Es muss hier noch erwähnt werden, dass bei der älteren Larve zwei Augen vorhanden sein sollen, welche auffallender Weise nicht am eigentlichen präoralen Abschnitt, d. h. vor dem Wimperkranz, sondern hinter denselben gelegen sind (Fig. 543, *C*). Die Augen finden sich auch noch bei dem jungen Chiton, während sie aber früher oberflächlich lagen, sind sie jetzt unter die Epidermis gelagert (Fig. 544, *C*) und sind infolgedessen dem lateralen Nervenstamm noch mehr genähert als vorher.

Die äussere Gestalt modificirt sich beim Uebergang der Larve zum ausgebildeten Thier insofern, als, abgesehen von der immer beträchtlicher werdenden Längsstreckung des hinteren Körpertheiles, die Scheitelfläche mehr nach unten, d. h. gegen die Ventralfläche des Kopfes hingedrängt wird. Eine Vergleichung der Figuren 545 und 549 lässt den Beginn dieses Processes ohne Weiteres erkennen.

Eine fernere Hinneigung zur Gestaltung des ausgebildeten Thieres wird dadurch bewirkt, dass sich die seitlichen Parthien des Körpers hervorbuchten, während sich gleichzeitig die gesammte Bauchfläche in Form einer söhligen Platte erhebt (Fig. 544 *C*). Dadurch wurde der Mantel und Fuss angelegt. Ueber die Bildung der Kiemen ist unseres Wissens nichts bekannt, doch ist es bei ihrer einfachen Form höchst wahrscheinlich, dass sie als papillenförmige Erhebungen der Körperoberfläche entstehen. Beim ausgebildeten Thier stellen sie jederseits eine Doppelreihe hinter einander liegender Blättchen dar.

Von inneren Veränderungen ist die Bildung des Enddarmes zu erwähnen, welche nach Kowalevsky in Form einer Ectodermeinstülpung erfolgt (Fig. 549 *a*). Am Vorderdarm hat sich die Radulatasche erheblich vergrössert; die Radula selbst kommt in ihr zur Ausbildung. Vor derselben ist noch eine ventrale Ausstülpung der Darmwand entstanden, welche sich später erweitert und am Grunde einen verdickten Zellenwulst erkennen lässt. Es scheint, dass man es in diesem Gebilde mit dem sogenannten Subradularorgan des ausgebildeten Thieres zu thun hat, welches Haller genau beschrieb (No. 2). Eine fernere Differenzirung des Darmes wird durch eine ventrale Ausstülpung des Mitteldarmes bedingt, welche vielleicht die erste Andeutung der Leber darstellt (Fig. 549).

Die weitere Ausbildung der Chitonlarven ist bisher nicht bekannt geworden, doch sieht man, dass sie in verschiedenen Punkten, abgesehen von der Unvollständigkeit der inneren Organisation, bereits der Gestaltung des ausgebildeten Thieres ähnlich sind.

II. Die Entwicklung von Dondersia.

Dondersia banyulensis, deren Entwicklung von Pruvot untersucht wurde, ist eine in die Nähe von Proneomenia (Fig. 687, Cap. XXX) zu stellende Form (Hubrecht, No. 5) und besitzt wie diese einen langgestreckten (40 mm langen und 1 mm breiten) wurmförmigen Körper, der sich spiralig aufzurollen pflegt. Die dorsalen und lateralen Parthien des Körpers weisen Spicula auf, welche am Rücken gegen einander geneigt sind und in der dorsalen Medianlinie eine vorragende Firste bilden, im übrigen (besonders an den Seiten) sich abplatten und dachziegelartig decken[1]). An der Bauchfläche findet sich, wie bei den übrigen Solenogastren, eine Rinne (Fig. 687 *B*, Cap. XXX).

Dondersia legt ihre Eier einzeln ab. Die opaken Eier sind von einer zarten Hülle umschlossen, welche dem im Pericardium befindlichen

[1]) Diese für die Orientirung über die Gestalt des Thieres nöthigen Angaben sind einer kurzen Mittheilung von Pruvot (No. 12) über einige Solenogastren des Mittelmeeres entnommen. Eine ausführlichere Arbeit über Bau und Entwicklung dieser Formen wird von dem genannten Forscher in Aussicht gestellt. Ueber die Organisation einer anderen Art von Dondersia (D. festiva) liegt eine Abhandlung Hubrecht's vor (No. 5).

Ei noch fehlt und erst beim Verweilen derselben in den ausleitenden Nephridien entsteht. Nach Pruvot soll sie von den letzteren gebildet werden, welche nicht mehr die Function von Excretionsorganen besässen.

Die Furchung ist von Anfang an inäqual, und zwar zerfällt das Ei in zwei ungleiche Blastomeren, durch deren Theilung sodann drei kleine und eine grosse Furchungskugel resultiren. Sodann entstehen durch weitere Theilung der ersteren und durch Abschnürung von der letzteren 7 Mikromeren, welche sich dann auf 14 und 28 vermehren, während nun auch die grosse Kugel in 2 und sodann 4 Makromeren zerfällt. In diesem Stadium beginnt bereits die Invagination, und man sieht gleichzeitig mit einer weiteren Theilung die grossen (Entoderm-) Zellen im Innern der von den Ectodermzellen gebildeten Calotte verschwinden. Der Embryo zeigt jetzt eine konisch mützenförmige Gestalt mit einer, die ganze Unterseite einnehmenden Einstülpungsöffnung. Zu dieser Zeit erscheinen Wimpern am Embryo, und zwar ein Wimperfeld am Scheitelpol, das heisst entgegengesetzt von der Einstülpungsöffnung, sowie auch in deren Umgebung, und ein Wimperkranz, welcher den ganzen Körper in mittlerer Höhe umzieht und aus stärkeren Cilien besteht. Wir können dieses Stadium dem von Chiton beschriebenen vergleichen, auf welchem dort an dem Gastrulastadium der Wimperkranz zur Anlage kommt.

Der Embryo von Dondersia macht schon bald eine Aenderung seiner äusseren Gestalt durch, indem er durch Ringfurchen in drei Abschnitte geschieden wird: 1) einen vorderen Abschnitt, welcher aus zwei bewimperten Zellreihen besteht, und einige besonders starke und lange Cilien erhält, 2) einen mittleren Abschnitt, welcher den Wimperkranz trägt, und endlich 3) einen hinteren, wieder aus zwei Zellenreihen gebildeten und besonders umfangreichen Abschnitt, an dessen Ende die Einstülpungsöffnung liegt. Pruvot bezeichnet die letztere als Blastoporus und hebt hervor, dass sie anfangs etwas langgezogen erscheint und (an der Dorsalseite?) beinahe bis zum Wimperkranz hinreicht, während sie später kreisrund ist (Fig. 550 *A*). Die spätere Ausbildung der Larve, wie sie von Pruvot geschildert wird (*A* und *B*), lässt die Deutung dieser Vertiefung (wenigstens in späteren Stadien) einigermassen zweifelhaft erscheinen.

Ungefähr in dem geschilderten Entwicklungszustand scheint der Embryo frei zu werden, denn das in Fig. 550 *A* abgebildete Stadium wird von Pruvot als Larve bezeichnet. Die Einstülpungsöffnung hat sich hier bereits verengert und liegt terminal.

Die weitere Umbildung der Larve soll in der Weise erfolgen, dass sich aus dem Innern der Einstülpung ein knopfförmiges Gebilde erhebt, welches dem ähnlich gebildeten Hinterende des Thieres entspricht (Fig. 550, *B* und *C*), und am Ende den Rest des Blastoporus trägt. Diesen letzteren müsste man sich also vorher nach innen verlegt denken. Mit jenem knopfförmigen Gebilde wird allmählich eine conische Parthie nach aussen vorgeschoben (*B*), welche dazu bestimmt ist, den grössten Theil des Körpers zu liefern. An ihr treten bereits die blattförmig gestalteten Spicula auf (*B*, *sp*). Diese Spicula sollen, wie dies auch von denen des Chiton angegeben worden ist (vgl. pag. 917), im Innern von Zellen entstehen und erst bei ihrem Grösserwerden nach aussen durchbrechen. Während neue Spicula gebildet werden, wächst die conische Parthie bedeutend; die vordere Parthie der Larve tritt dagegen mehr und mehr zurück und erscheint schliesslich nur noch wie ein kleiner Kragen am Vordertheil der Larve. Diese ist am Ende

nicht mehr fähig, sich schwimmend im Wasser zu erhalten, denn die Wimpern gelangen mitsammt den sie tragenden Zellen zur Rückbildung. Auch die dahinter gelegenen beiden Zellenreihen (des dritten Abschnittes, Fig. 550, *A* und *B*) gehen verloren. Als Mantelabschnitt bezeichnet Pruvot diesen Körpertheil bei der älteren Larve (*B*), und diese Bezeichnung scheint bei der Beziehung desselben zum werdenden Körper des ausgebildeten Thieres eher berechtigt. Zwischen dem oben geschilderten Vorgang der Invagination und der Bildung des definitiven Körpers müssen noch verschiedene Bildungsprozesse sich abspielen, die allem Anschein nach in's Innere des Larvenkörpers verlegt und deshalb bisher nicht bekannt geworden sind. Im Vergleich mit der Entwicklung von Chiton scheinen hier wesentliche Differenzen zu bestehen, obwohl es auch dort hauptsächlich der hinter dem Wimperkranz gelegene Theil des Larvenkörpers ist, welcher sich durch Auswachsen zum Körper des ausgebildeten Thieres umwandelt. Der präorale (d. h. der vor dem Wimperkranz gelegene) Theil der Larve bleibt wohl

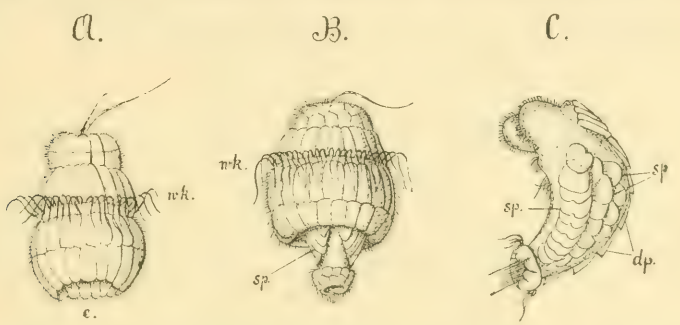


Fig. 550. *A—C* Stadien der Metamorphose von Dondersia banyulensis *A* und *B* Larven von 36 und 100 Stunden, *C* junges Thier vom 7. Tage, unmittelbar nach der Metamorphose (nach Pruvot).

e Einstülpungsöffnung, *wk* Wimperkranz, *sp* Kalkspicula, *dp* dorsale Kalkplatten (dorsale Spicula).

auch hier erhalten wie bei Chiton und liefert die entsprechenden Parthien des ausgebildeten Thieres. Es scheint, dass Dondersia banyulensis zwei wulstige Vorragungen am vorderen Körperende besitzt und dass diese beim jungen Thier (Fig. 550, *C*) schon deutlich hervortreten. Der Mund soll der Larve bis zur Metamorphose fehlen; das Entoderm ist in Form einer soliden Masse vorhanden, zu deren Seiten zwei Mesodermstreifen liegen. Das letztere Verhalten würde mit dem von Chiton (pag. 914) geschilderten übereinstimmen und ist von Interesse, da die Mesodermstreifen bei anderen Mollusken zumeist nicht so distinct auftreten. Bezüglich der weiteren inneren und äusseren Ausbildung ist leider genaueres nicht bekannt. Erwähnt muss nur noch werden, dass sich am Rücken des erst kürzlich metamorphosirten jungen Thieres 7 Kalkplatten finden (Fig. 550 *C*), welche von rechteckigen, hinter einander angeordneten Spicula gebildet werden. Die Uebereinstimmung dieses Stadiums mit einem jungen, ebenfalls erst kürzlich metamorphosirten Chiton ist eine auffallende, denn auch dieser besitzt sieben solcher Platten. Wie dieses Verhalten mit demjenigen der ausgebildeten Dondersia vereinigt werden kann, ist uns nicht bekannt und muss wohl erst durch die Untersuchung der Zwischenstadien klar gestellt werden. An den Seiten zeigt das junge Thier Spicula von plattenförmiger Gestalt, welche sich dachziegelartig decken und beim ausgebildeten Thier wohl auch nicht in so massiger Ent-

wicklung vorhanden sind, soweit dies wenigstens aus den bisher vorliegenden Mittheilungen über die Organisation desselben hervorzugehen scheint.

Die Form der Dondersialarve wird sich mit demselben Recht wie diejenige der Chitonlarve auf die Trochophoraform zurückführen lassen. Auf verschiedene, besonders auffallende Uebereinstimmung mit der Entwicklung von Chiton wurde bereits mehrfach hingewiesen. Das Auswachsen des hinteren Körpertheils erinnert hier fast noch mehr als bei Chiton an das Auswachsen des postoralen Körperabschnittes der Anneliden trochophora in den Rumpf des Wurmes (Fig. 120, pag. 177). Besonders fällt dies auf bei einem Vergleich mit der Mitrarialarve (Fig. 124, pag. 182), bei welcher das Hinterende zuerst ebenfalls von der mützenförmig gestalteten vorderen Parthie der Larve umgeben und in dieser verborgen ist. Da man es in den Amphineuren mit sehr ursprünglichen Vertretern des Molluskentypus zu thun hat, dürften solche Vergleiche nicht ganz ohne Berechtigung sein, obwohl der aussergewöhnlich lang gestreckte Körper dieser Formen eben auch von selbst ein stärkeres Auswachsen der mehr gedrungenen Larven bedingt. Es wird hierauf noch bei Besprechung der Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken zurückzukommen sein (Cap. XXX).

Litteratur.

1. **Blumrich, J.** *Das Integument der Chitonen. Mit einer Vorrede von B. Hatschek, betreffend die Stellung der Chitonen, bezw. Amphineuren. Zeitschr. wiss. Zool. 52. Bd. 1891. Kritische Besprechung dieser Abhandlung mit Bemerkungen über das Integument, sowie die systematische Stellung der Chitonen von J. Thiele. Biolog. Centr.-Blatt. 11. Bd. 1891.*
2. **Haller, Béla.** *Die Organisation der Chitonen der Adria. I. und II. Theil. Arbeiten Zool. Inst. Univ. Wien. 4. und 5. Bd., 1882 und 1884.*
3. **Hansen, G. A.** *Neomenia, Proneomenia und Chätoderma. Bergens Museums Aars beretning for 1888. Bergen 1889.*
4. **Hubrecht, A. A. W.** *1) Proneomenia Sluiteri. Nederländ. Arch. Zool. Suppl. I, 1881. 2) A contribution to the morphology of Amphineura. Quart.Journ. Micr. Sc. vol. 22. 1882.*
5. **Hubrecht, A. A. W.** *Dondersia festiva. Donders-Feestbundel Nederl. Tijdschr. 1888.*
6. **Kowalevsky, Alex.** *Ueber die Entwicklung der Chitonen. Zoolog. Anzeiger. 2. Jahrg. 1879.*
7. **Kowalevsky, Alex.** *Weitere Studien über die Entwicklung der Chitonen. Zool. Anzeiger 5. Jahrg. 1882.*
8. **Kowalevsky, Alex.** *Embryogénie du Chiton polii avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons. Ann. Musée d'Historie nat. Marseille Zool. T. I, Mém. No. 5. 1883.*
9. **Kowalevsky, A. et Marion, A. F.** *Contributions à l'histoire des Solénogastres. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Zool. T. III. 1887.*
10. **Lovén, S.** *Ueber die Entwicklung von Chiton. Arch. f. Naturgeschichte. 22. Jahrg. 1856. Uebersetzt aus: Oefversigt af kongl. vetenskaps. — Academiens Förhandlingar 1855 — auch in Annal. Mag. Nat. Hist. Vol. XVII. 1856.*
11. **Moseley, H. N.** *On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae and of the structure of these organs. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*
12. **Pruvot, G.** *Sur quelques Néoméniées nouvelles de la Méditerranée. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. VIII, pag. XXI (Notes et revue). 1890.*
13. **Pruvot, G.** *Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 111, pag. 689. 1890.*
14. **Reincke, J.** *Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. Bd. 1868.*

XXVI. Capitel.

LAMELLIBRANCHIATEN.[1])

Systematik: I. Protobranchier, Kiemen zweireihig gefiedert, den primitiven Ktenidien ähnlich, Fuss mit Kriechsohle.
Nucula, Yoldia, Solenomyia.

II. Filibranchier, Kiemen mit Fäden.
Arca, Mytilus, Modiolaria u. a.

III. Pseudolamellibranchier, die Kiemenfäden in Form eines Blattes lose vereinigt.
Pecten, Ostrea u. a.

IV. Eulamellibranchier, Kiemen blattförmig. Hierher gehört die bei Weitem grösste Zahl aller übrigen Muscheln.
Cardium, Teredo, Cyclas, Unio, Anodonta u. viele andere.

---

1. Eiablage und Brutpflege.

Die Eier werden entweder frei in's Wasser abgelegt und erst hier befruchtet, so bei Modiolaria und Mytiluse dulis (Lovén, Barrois, Wilson), bei der amerikanischen Auster (Ostrea virginiana nach Brooks No. 6) und wahrscheinlicher Weise auch bei Pecten (nach (Fullarton No. 14). Dieses Verhalten dürfte jedenfalls vielen marinen Muscheln zukommen, während bei den Süsswasserformen eine Brutpflege zur Ausbildung gelangt ist. Bei den Muscheln, welche eine längere oder kürzere Zeit andauernde Brutpflege ausüben, erfolgt die Befruchtung bereits in den Geschlechtsausführungsgängen oder in den Kiemengängen, wohin die Spermatozoen von aussen her gelangt sind. Bei Unio und Anodonta z. B. werden die in den inneren Kiemengang entleerten Eier durch den Strom des mit Sperma erfüllten Athmungswassers in die Cloake und von hier in die äussere Kieme geführt, wo sie ihre Embryonalentwicklung durchmachen. Bei Pisidium liegen die Eier in besonderen Bruttaschen am Grunde der Kiemen, und auch bei Cyclas

---

[1]) Wir behandeln die Lamellibranchiaten hauptsächlich aus praktischen Gründen vor den Gastropoden, weil die Larvenform ursprünglicher erscheint und die Weiterentwicklung sich zumeist einfacher gestaltet. Ueber die Beziehung der Lamellibranchier zu den übrigen Abtheilungen der Mollusken wird weiter unten (Cap. XXX) gesprochen werden. In der systematischen Uebersicht der Lamellibranchier richteten wir uns nach Pelseneer's neueren Arbeiten über diese Gruppe, doch ist zu erwähnen, dass Grobben ganz neuerdings bezüglich der Systematik der Lamellibranchier einen anderen Standpunkt vertritt und sich gegen Verwendung der Kiemen als bestimmendes Merkmal der Eintheilung ausspricht (Beiträge zur Kenntniss des Baues von Cuspidaria (Neaera) cuspidata etc. Arb. Zool. Inst. Wien 10. Bd. 1892).

werden in den Kiemen durch Wucherungen des Epithels zwischen den Septen Brutkapseln gebildet, in denen je ein Ei bezw. Embryo liegt. Es wurde beobachtet, dass sich hier die Embryonen sogar durch Verschlucken der Kiemenepithelzellen ernähren (Stepanoff No. 54, Ziegler No. 60). Von den übrigen Süsswassermuscheln unterscheidet sich in dieser Beziehung Dreissena, indem sie wie die oben genannten marinen Muscheln ihre Eier direct in's Wasser entlässt (Korschelt No. 27). Uebrigens findet auch bei verschiedenen marinen Muscheln eine Brutpflege statt. So werden die Eier von Teredo in den Kiemen aufbewahrt (Hatschek), und bei Ostrea edulis finden sich dieselben ebenfalls bis zur Entwicklung der frei schwärmenden Larve im Innern der Muschel zwischen Mantel und Kiemen (Möbius No. 37, Horst No. 19). Entovalva mirabilis bildet durch Verwachsen beider Mantelhälften am hinteren Ende des Körpers einen glockenförmigen Brutraum, in welchem die Embryonen ebenfalls bis zur Ausbildung der Trochophoraform verbleiben (Voeltzkow No. 57).

Die kugelförmigen Eier sind von einer dünnen structurlosen Membran (Dotterhaut) umgeben, welche mehr oder weniger weit vom Eikörper absteht und schon während der Embryonalentwicklung verloren gehen kann, so z. B. bei Teredo. Zuweilen ist die Eihaut äusserst zart oder verschwindet bereits während der ersten Entwicklungsstadien, wenn die Eier direct in's Wasser ausgestossen werden (Dreissena, Mytilus, Ostrea). Uebrigens kann die Hülle auch dicker und mehrschichtig werden, wie es bei Cardium exiguum der Fall ist, dessen Eier in Form uhrglasförmiger Kapseln vom Mutterthier an feste Gegenstände angeheftet werden (Lovén No. 33). Bei manchen Formen (Anodonta, Unio, Cyclas) ist an der Eihaut ein schornsteinartiger Aufsatz, die Mikropyle, vorhanden (Fig. 562 *m*, pag. 947).

2. Die Furchung und Keimblätterbildung.

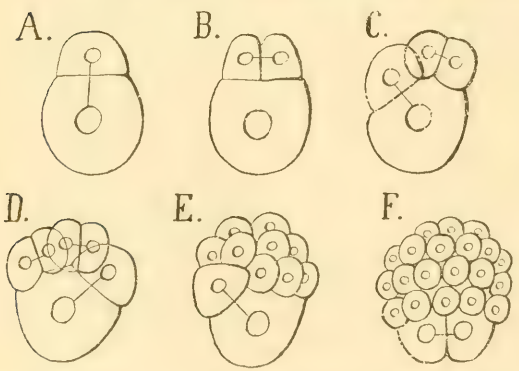


Fig. 551. *A—F* Schema der Eifurchung bei den Lamellibranchiaten. Die geraden Linien, welche die Kerne je zweier Zellen verbinden, sollen andeuten, dass diese durch Theilung einer Zelle entstanden sind.

Die Furchung stimmt bei denjenigen Formen, bei welchen sie genau untersucht wurde (Unio, Anodonta, Cardium, Cyclas, Teredo), in so auffallender Weise überein, dass man auf einen ähnlichen Verlauf derselben auch bei den Formen schliessen darf, von denen einzelne ähnliche Stadien bekannt geworden sind (Ostrea edulis, Pecten, Mytilus edulis nach Möbius, Horst, Fullarton, Barrois und Wilson). Die Furchung ist stets inäqual; ihr erstes Stadium besteht aus einer sehr umfangreichen und einer weit kleineren Furchungskugel (Fig. 551 *A*). Bei Teredo ist die entsprechende polare Differenzirung schon am Ei

durch die verschiedene Beschaffenheit des Plasmas am vegetativen und animalen Pol angedeutet. Die Ebene, welche beide Blastomeren trennt, trifft den Punkt, wo die Richtungskörper liegen. Die kleine Furchungskugel theilt sich in zwei (Fig. 551 *B*), und ungefähr gleichzeitig oder wenig später schnürt sich von der grossen eine neue Furchungskugel ab (*C*). Auch diese theilt sich und sodann wiederholt sich derselbe Vorgang der Abschnürung eines Mikromers von der grossen Furchungskugel (*D*). Ganz der gleiche Process findet nochmals statt, indem von der grossen Zelle kleinere geliefert werden, welche sich sodann theilen (*E*). Die Mikromeren sitzen schliesslich, von der Oberfläche gesehen, wie eine Kappe auf der grossen Furchungskugel, welche letztere erst später sich in zwei Zellen theilt (Fig. 551 *F*).

Die Theilungen der Zellen brauchen nicht gerade den Gang einzuhalten, wie er vorstehend geschildert wurde. So kann die Abschnürung eines neuen Mikromers von der grossen Furchungskugel bereits erfolgen, wenn sich das vorher losgelöste Mikromer noch nicht getheilt hat; aber dadurch ist keine principielle Abweichung von dem oben dargestellten Schema gegeben. Dies ist auch bei den scheinbar äusserlich abweichenden Furchungsarten von Modiolaria- und Ostrea virginiana nicht der Fall, wie schon von Lovén bei seinen für damalige Zeit musterhaften Beobachtungen erkannt und später von Ziegler wieder hervorgehoben wurde. Bei den genannten beiden Muscheln tritt während der ersten Furchungsstadien ein höchst bemerkenswerther Vorgang auf, insofern sich ein Theil der grossen Furchungskugel ähnlich einem gesonderten Blastomer von ihr abhebt, aber sich nicht wie die echten Blastomeren völlig von ihr trennt, sondern vielmehr später wieder mit ihr verschmilzt. Durch diesen Vorgang, welcher wahrscheinlich durch die Vertheilung von Protoplasma und Dottersubstanz im Ei bedingt ist, erhalten die ersten Furchungsstadien der Modiolaria und Ostrea virginiana ein von dem oben aufgestellten Schema abweichendes Aussehen, sind aber trotzdem auf dieses zu beziehen, wie sich nach dem Zurücktreten des scheinbaren Blastomers ergibt.

Von Pisidium pusillum, einer der Cyclas sehr nahe stehenden Form, wurde durch Ray Lankester vor längerer Zeit eine Zertheilung des Eies in vier gleich grosse Furchungskugeln beschrieben, von deren jeder eine kleine Zelle sich abschnürt (No. 29). Wenn sich dies wirklich so verhält, so würde dieser Furchungsmodus nicht dem von anderen Muscheln bekannten entsprechen, sondern vielmehr grosse Uebereinstimmung mit der Furchung der Gastropoden zeigen (vgl. pag. 994). Jedenfalls aber verlangt dieses im Vergleich mit anderen Lamellibranchiern nicht sehr wahrscheinliche Verhalten von Pisidium eine Klarstellung.

Bei der Schilderung der Furchungsstadien zogen wir bisher nur die äussere Gestaltung derselben in Betracht. Während diese in Bezug auf ihr Zustandekommen bei den verschiedenen Formen grosse Uebereinstimmung zeigt, machen sich dagegen bezüglich der inneren Beschaffenheit bald gewisse Differenzen bemerkbar. In einem Falle tritt schon bald zwischen Mikro- und Makromeren ein Hohlraum auf, die Furchungshöhle. Diese erweitert sich bedeutend, wenn die Theilung der Zellen fortschreitet, und dies führt zur Bildung einer Blastula mit ungleich starker Wandung, wie sie bei Cyclas, Pisidium und den Unioniden gefunden wird. In anderen Fällen ist die Furchungshöhle.

zumal anfangs, nicht so umfangreich (Mytilus)[1]) und bei Teredo, sowie bei der amerikanischen Auster fehlt sie zunächst ganz (Fig. 552 und 554 *A*). Dann liegen die Mikromeren dicht auf den Makromeren, und die Folge davon ist, dass sie bei ihrer Vermehrung die letzteren umwachsen. Es kommt also hier eine epibolische Gastrula zu Stande (Fig. 552 und 554 A), ebenso wie bei Modiolaria und Cardium nach Lovén. In den letzten Stadien der Furchung sind die beiden primären Keimblätter bereits differenzirt, indem die Mikromeren dem Ectoderm, die Makromeren dem Entoderm entsprechen. Dies gilt

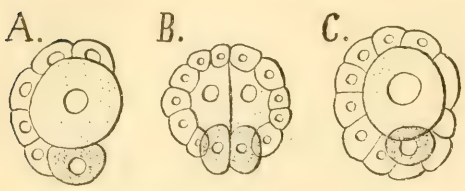


Fig. 552. *A—C* Embryonen von Teredo während der Bildung der Keimblätter (nach Hatschek).

Die Entodermzellen sind schwach, die Mesodermzellen dicht punktirt; das übrige ist Ectoderm.

auch für die Fälle, in denen eine Furchungshöhle auftritt und die Gastrula durch Invagination gebildet wird. Letzteres ist bei den Süsswassermuscheln der Fall (Ray Lankester, Ziegler). Bei Cyclas z. B. bildet sich an der Blastula, deren vegetativer Pol sich hier gar nicht durch besondere Dicke der Wandung auszeichnen soll, eine leichte Einsenkung (Fig. 553 *A*), und an dieser Stelle kommt dann durch weitere Vertiefung der nicht sehr umfangreiche Urdarm zu Stande (Fig. 553 *B*). Ebenso verhält sich Pisidium. Der Blastoporus erscheint als Spalt, welcher in der Medianlinie gelegen ist, so dass hierdurch bereits früh eine bilaterale Gestaltung des Embryos zum Ausdruck kommt. Uebrigens gelangt der Blastoporus hier schon bald zum Schluss, so dass der Urdarm dadurch seine Communication mit der Aussenwelt verliert und als geschlossener Sack dem Ectoderm anliegt (Fig. 553 *C*). Ob der Schluss des Blastoporus von hinten nach vorn erfolgt, ist nicht festgestellt, so dass seine Beziehung zu Mund und After dunkel bleibt.

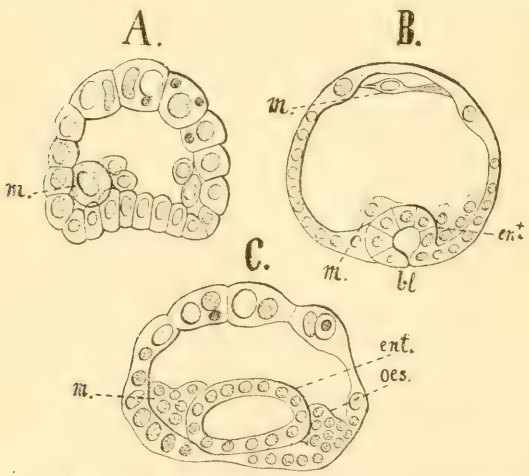


Fig. 553. *A—C* Schnitte durch Embryonen von Cyclas cornea, auf dem Stadium der Blastula, Gastrula und der Lostrennung des Entoderms (nach E. Ziegler).

bl Blastoporus, *ent* Entoderm, *m* Mesoderm, *oes* Anlage des Vorderdarms.

[1]) Die Beobachtungen von Barrois über Mytilus (No. 1) sind uns nur aus den Jahresberichten bekannt, doch dürften sie zusammengehalten mit den Angaben von Wilson (No. 59) in der geschilderten Weise zu deuten sein.

Auch bei den Unioniden ist eine Invaginationsgastrula vorhanden, aber der Urdarm hat dort einen noch geringeren Umfang als bei Cyclas (Goette, Fig. 563 *A—C*, *e* pag. 948).

Schon früher war das Vorhandensein einer Invaginationsgastrula für die Unioniden angegeben worden (Rabl No. 43, Schierholz No. 47—49) und zwar einer Gastrula mit besonders umfangreichem Urdarm (Fig. 562, pag. 947). aber weder die Lage noch der mächtige Umfang dieser Urdarmeinstülpung wollte sich recht mit den späteren Gestaltungsverhältnissen der Embryonen vereinigen lassen, zumal der Darm bei den letzteren anfangs sehr unansehnlich ist. Daher bringt die neuerdings von Goette (No. 15) gegebene Darstellung, wonach jene tiefe Einsenkung die hier besonders stark entwickelte Schalendrüse darstellt, der Urdarm dagegen sehr zurücktritt (Fig. 563 *A* bis *C*, *sd* und *e*), eine erfreuliche Klärung dieser bisher ziemlich verwickelten Bildungsverhältnisse. Auf dieselben kann erst im Zusammenhang mit dem weiteren Entwicklungsgang der Unioniden näher eingegangen werden (pag. 947).

Zwischen den extremen Fällen der Gastrulation durch Epibolie und Invagination, wie sie Teredo auf der einen, und Cyclas auf der andern Seite bietet, bildet Ostrea gewissermassen einen Uebergang. Bei der europäischen, wie bei der amerikanischen Auster wurde eine Umwachsung der einen bezw. zwei Makromeren durch die Mikromeren beobachtet (Fig. 554 *A*). Eine Furchungshöhle soll nach den übereinstimmenden Angaben der Beobachter (Horst und Brooks) bis dahin nicht vorhanden sein, doch entsteht eine solche, sobald die Makromeren sich auf eine grössere Anzahl von Zellen vermehren.

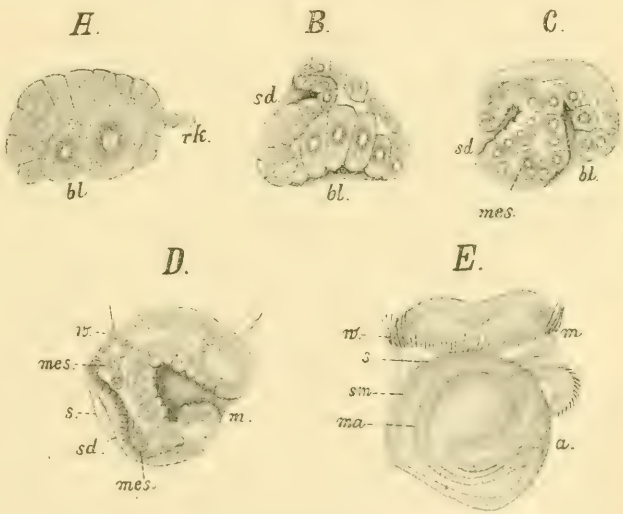


Fig. 554. *A—E* Verschiedene Entwicklungsstadien der Auster (*A* von Ostrea virginiana nach Brooks, *B—E* von Ostrea edulis nach Horst).

a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *ma* Magen, *mes* Mesodermzellen, *rk* Richtungskörper, *s* Schale (in *D* als erste Anlage, unpaares Schalenhäutchen), *sd* Schalendrüse, *sm* der vordere Schliessmuskel, *w* präoraler Wimperkranz.

Indem die Mikromeren schon während der Epibolie am vegetativen Pol ein wenig über die Makromeren hervorragten, entstand hier eine Einsenkung. Wenn sich nunmehr die beiden Makromeren theilen kommt ein Stadium zu Stande, welches von einer Invaginationsgastrula nicht zu unterscheiden ist (Fig. 554 *B*). Der Blastoporus zeigt eine ungefähr

dreieckige Gestalt. Uebrigens haben sich während des geschilderten Vorganges bereits wichtige Veränderungen in der Gestaltung des Embryos vollzogen, besonders ist eine, mit dem Urdarm sehr ähnlich gestaltete Einstülpung, die sog. Schalendrüse, an ihm aufgetreten (Fig. 554, *B* u. *C*, *sd*). Davon und von der weiteren Umgestaltung des Embryos (*C—E*) soll erst weiter unten gesprochen werden.

Aehnliche Verhältnisse wie die Auster dürften auch die von Lovén beobachteten Muscheln (Modiolaria und Cardium) aufweisen, bei denen der Dotterreichthum des Eies die frühzeitige Umwachsung der Entodermelemente bedingt und diese letzteren sodann erst zur Vermehrung schreiten. Zwischen Ectoderm und Entoderm scheint dann ein Hohlraum aufzutreten, und es ergeben sich nunmehr ganz ähnliche Stadien wie das der Fig. 554 *B*. — Bei Teredo ist dieser Vorgang des Auseinanderweichens der beiden primären Keimblätter und zumal der Vermehrung des Entoderms auf spätere Stadien verlegt (Fig. 552 und Fig. 555, pag. 933.)

Bereits während des Gastrulationsactes (Teredo, Unioniden) oder noch vor Beginn desselben (Cyclas) tritt die Anlage des mittleren Keimblattes am Embryo auf. An der epibolischen Gastrula von Teredo liegen zwei grössere Zellen, deren Ursprung nach Hatschek auf die Makromeren zurückzuführen ist, symmetrisch zur Medianebene am hinteren Rande des Blastoporus (Fig. 552 *A* und *B*). Sie werden bald vom Ectoderm umwachsen und dadurch in's Innere einbezogen (Fig. 552 *C*). Bei Ostrea edulis werden entsprechende Zellen in ähnlicher Lage gefunden (Fig. 554 *C*) und auch Cyclas zeigt im Ganzen übereinstimmende Verhältnisse (Fig. 553 *A*). Man hat jene beiden Zellen als die Urmesodermzellen in Anspruch genommen, welche denjenigen der Anneliden homolog wären und von denen aus, wie dort, durch stetige Vermehrung die Mesodermstreifen gebildet würden. Auch in der Anlage des Mesoderms würde somit schon früh die bilaterale Gestaltung des Körpers zum Ausdruck kommen.

Zwei Mesodermstreifen, die aber bei weitem nicht eine so regelmässige Anordnung wie bei den Anneliden erkennen lassen, sind denn auch von Rabl und Hatschek aufgefunden worden. Aehnlich stellt Horst die Verhältnisse für Ostrea dar, und auch Ziegler schliesst sich im Ganzen dieser Darstellung für Cyclas an. Doch ist nach Ziegler's Auffassung weiterhin eine Theilnahme des Ectodermes an der Lieferung der Mesodermelemente nicht ausgeschlossen, und auch Ray Lankester war schon früher für eine theilweise Abstammung des Mesoderms vom Ectoderm eingetreten (Pisidium). Auf verschiedenen Seiten war man also geneigt, nicht das gesammte Mesoderm der Lamellibranchiaten auf die Urmesodermzellen zurückzuführen.

Das Verhalten von Unio, bei welcher Form von Rabl das Mesoderm, wie die Keimblätter der Lamellibranchier überhaupt, freilich ohne dass dieser Nachweis den thatsächlichen Verhältnissen entspräche (vgl. pag. 929 und 947), zuerst nachgewiesen wurde, würde die Bildungsweise der Urmesodermzellen und Mesodermstreifen am ausgesprochensten erkennen lassen. Da aber die entodermale Natur der umfangreichen Invagination bei den Unioniden nunmehr als widerlegt zu betrachten ist, so erscheinen damit auch diese Verhältnisse als nicht fest genug begründet. Rabl fand bei Unio zwei Zellen, die sich schon im Blastulastadium durch ihre Grösse von den übrigen auszeichnen. Dieselben treten bei beginnender Gastrulation in die Furchungs-

höhle und sind dann symmetrisch zur Mediane gelagert. Durch rege Vermehrung dieser beiden Zellen sollen von ihnen aus die Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen.

Es muss hierzu bemerkt werden, dass auch aus den späteren Darstellungen von Schierholz (No. 49) und Goette (No. 15) das Vorhandensein der betreffenden, von Rabl gesehenen, grossen Zellen im Innern des jungen Embryos hervorgeht (Fig. 563 *A*, pag. 948). Nach Goettes Abbildungen könnten dieselben auch am Blastoporus liegen, da dieser allem Anschein nach von der durch Rabl dafür gehaltenen Schaleneinstülpung nicht weit entfernt ist (Fig. 563 *A*). Im allgemeinen kann man nicht sagen, dass die Mesodermstreifen bei den Lamellibranchiaten sehr deutlich zum Ausdruck kämen.

Zusammenfassung. Die Differenzirung der Keimblätter erfolgt bei den Muscheln schon sehr früh. Bereits während der Furchung sind die beiden primären Keimblätter deutlich unterschieden, und sehr bald macht sich auch die Anlage des mittleren Keimblattes bemerkbar (Fig. 552—554). Nach Erreichung des Gastrulastadiums findet sich das Mesoderm bereits in Form mehr oder weniger massiger Zellenanhäufungen (Mesodermstreifen), die allem Anscheine nach vom hinteren Pole ausgehen, zwischen Ectoderm und Entoderm. In der Anlage des Mesoderms und der Stellung des Blastoporus kommt schon früh eine bilaterale Gestaltung des Keimes zum Ausdruck.

3. Ausbildung und Bau der Trochophoralarve.

Mehr oder weniger deutlich kommt in der Entwicklung der Lamellibranchier ein Stadium zur Ausbildung, welches die grösste Aehnlichkeit mit der Trochophoralarve der Anneliden besitzt und welches man deshalb mit demselben Namen bezeichnet (Ray Lankester, Hatschek). Wie zu erwarten, ist dieses Stadium dann am ausgeprägtesten zu finden, wenn es, wie bei den Meeresmuscheln, eine freischwärmende Larve darstellt, (Teredo, Cardium, Mytilus, Ostrea u. a.), doch lässt es sich auch bei solchen Formen, bei denen dies nicht der Fall ist, noch deutlich erkennen (Cyclas, Pisidium). Bei den Unioniden hat das Trochophorastadium eine weit stärkere Rückbildung erfahren. Im allgemeinen ergibt sich also, dass die marinen Lamellibranchier die ursprüngliche Larvenform treuer bewahrt haben, als die im süssen Wasser lebenden, womit eine im Thierreich weit verbreitete Erscheinung auch bei den Lamellibranchiaten ihre Bestätigung findet. Doch weist eine Süsswasser-Muschel, nämlich Dreissena polymorpha (offenbar in Folge ihrer späten Einwanderung in das Süsswasser) Larvenformen auf, welche völlig mit denen der Meeresmuscheln übereinstimmen (Korschelt No. 27, Blochmann No. 3, Weltner No. 58).

Die Entstehung der Trochophoralarve und deren Gestaltung wurde am eingehendsten von Hatschek an Teredo studiert; ausserdem besitzen wir Beobachtungen von Brooks und Horst über die Austerentwicklung, sowie solche von Lovén über die Larven verschiedener anderer mariner Lamellibranchier (Modiolaria, Cardium, Montacuta). Das Trochophorastadium der Süsswassermuscheln ist durch Ziegler bei Cyclas genau untersucht worden. Wir halten uns hier hauptsächlich an die Hatschek'schen Befunde an Teredo, weil bei dieser Form, so weit bis jetzt bekannt, die Trochophoraform am deutlichsten ausgeprägt ist. Sehr übereinstimmend damit verhält sich die Larve von Ostrea

edulis, welche in Bezug auf die Bildung des Darmkanals (nach den Angaben von Horst) ein noch einfacheres Verhalten zeigt.

A. Das Trochophorastadium als freischwimmende Larve.

Bereits früher (pag. 928) lernten wir einige, auf die Bildung der epibolischen Gastrula bezügliche Entwicklungsstadien von Teredo kennen (Fig. 552 *A—C*). Dieselben erfahren zunächst dadurch eine weitere Umbildung, dass durch Ueberwachsung der am Rande des Blastoporus gelegenen Mesodermzellen die letzteren in's Innere einbezogen werden und durch weiteres Vorwachsen des Ectoderms nunmehr der Schluss des Blastoporus erfolgt (Fig. 552 *C*). Wie sich dieser letztere zu der nun stattfindenden Bildung des Mundes verhält, konnte bei Teredo nicht festgestellt werden, doch scheint die Schliessung des Urmundes an der Bauchseite in der Gegend des Mundes zu erfolgen. Dieser letztere tritt in einem wenig späteren Stadium in Form einer Ectodermeinstülpung auf (Fig. 555 *A*). Eine Vergleichung dieses Stadiums mit den zur Trochophora führenden Entwicklungsstufen lehrt, dass die Längsaxe der letzteren mit derjenigen der Gastrula nicht identisch ist, sondern allem Anschein nach ungefähr einen rechten Winkel damit bildet. Ein ähnliches Verhältniss macht sich bei Ostrea geltend (Fig. 554 *A—E*). Bei der Auster gelangt der Blastoporus nicht zum Schluss, sondern es scheint, als ob die Ectodermeinsenkung, welche auch hier den Vorderdarm liefert, in der Umgebung des Blastoporus auftritt, so dass die Verbindungsstelle zwischen Ecto- und Entoderm auf diese Weise nach innen versenkt wird. Die Umgestaltung des Urdarmes (Entodermes der Gastrula) zum Mitteldarm der Larve kann sich bei Ostrea insofern einfacher vollziehen, als derselbe schon früh aus einer grösseren Anzahl von Zellen bestand (Fig. 554 *A—D*). Bei Teredo hingegen bleiben die beiden grossen Entodermzellen sehr lange erhalten, und es schnüren sich von ihnen vorläufig nur einige kleinere Entodermzellen ab (Fig. 555 *B*). Die Ausbildung einer Mitteldarmhöhle und die innige Vereinigung mit der Vorderdarmeinstülpung geht daher erst später vor sich (Fig. 555 *C*)[1]). Infolgedessen wird der Darm gewiss bei Teredo erst weit später functionsfähig, als dies bei der Auster der Fall ist. Bei letzterer scheint auch der Enddarm bereits früher gebildet zu werden. Die Bildung des Enddarms erfolgt nach der Beobachtung Hatschek's an Teredo als eine Ectodermeinstülpung am hinteren Körperende, welche sich in der Folge mit dem Mitteldarm verbindet (Fig. 555 *C*).

Noch ehe die soeben besprochenen Bildungsvorgänge am Embryo abliefen, haben sich andere wichtige Umgestaltungen desselben vollzogen, die vor allen Dingen seine äussere Form betreffen. Schon zur Zeit der Bildung des Vorderdarmes begann sich das Ectoderm vom Entoderm abzuheben, wodurch einmal die Bildung der primären Leibeshöhle veranlasst wurde und gleichzeitig eine auffallende Veränderung der Gestalt des Embryos erfolgte (Fig. 554 und 555). Der bisher ungefähr eiför-

[1]) Die Angabe von Brooks, dass sich bei der amerikanischen Auster der Blastoporus schliesst und Mund sowohl wie After als Neubildungen erscheinen, die mit ihm nichts zu thun haben, lässt sich mit Horst's Befunden nicht vereinigen. Es würde damit ein Verhalten gegeben sein, wie wir es bei den Süsswassermuscheln antreffen werden (vgl. pag. 939 und 948). Dasselbe möchte man eher als eine Rückbildungserscheinung auffassen und sollte es deshalb bei den freischwärmenden Larven der marinen Lamellibranchier weniger erwarten.

mige Embryo erfährt sodann in seiner vorderen Parthie eine Verbreiterung, vermöge deren der präorale Theil eine flache kuppelförmige Gestalt annimmt, während der postorale Theil konisch zuläuft; kurz, es kommt nunmehr die Gestalt zur Ausbildung, welche wir bereits früher von der Trochophora der Anneliden kennen lernten (vgl. pag. 174 und ff.)

Zur Zeit der beginnenden Gestaltsveränderung des Embryos tritt auch bereits die für die Trochophora charakteristische Bewimperung auf, indem sich zwei vor dem Munde gelegene und das Scheitelfeld umsäumende Zellreihen mit Wimpern bedecken (Fig. 555 *A*). Dadurch kommt der aus einer doppelten Wimperreihe bestehende präorale Wimperkranz zu Stande. Derselbe tritt in den folgenden Stadien der Entwicklung von Teredo weniger hervor, weil sich der ganze Körper mit Wimpern bedeckt (Fig. 555 *B*), welche späterhin grösstentheils wieder verloren

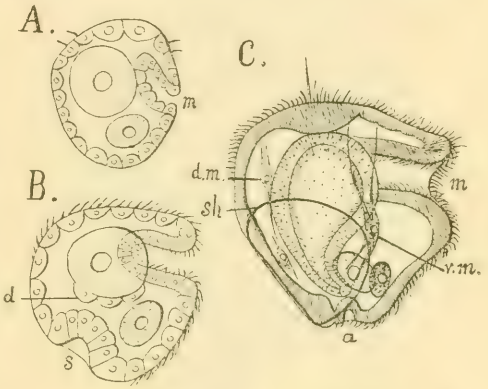


Fig. 555. *A—C* Embryonen und Larve von Teredo (nach Hatschek). Die Entodermzellen sind schwach, die Mesodermzellen dichter punktirt.

a After, *d* Mitteldarmanlage, *dm* dorsaler, *vm* ventraler Längsmuskel, *m* Mund, *s* Schalendrüse, *sh* Schale.

gehen. Dann persistirt nur der zweireihige, präorale Wimperkranz, und hinter dem Munde tritt zuerst die Andeutung eines postoralen Wimperkranzes auf. Dieser setzt sich allmählich gegen die Rückenseite hin fort, bis der geschlossene postorale Wimperkranz aus ihm entstanden ist. Derselbe besteht aus nur einer Reihe von Wimpern (Fig. 558 *w*). Zwischen präoralem und postoralem Wimperkranz bleibt ebenfalls eine Zone zarterer Wimpern erhalten, welche Hatschek als adorale Wimperzone bezeichnet. Auch hinter dem After findet sich noch ein wenig umfangreiches Cilienfeld. Ein Schopf stärkerer Geisseln, oder eine einzelne dicke Geissel, welche inmitten des Scheitelfeldes mancher Muschellarven erscheint, lässt die, in Folge der Körperform und der Wimpervertheilung, schon grosse Aehnlichkeit mit der Annelidentrochophora noch mehr hervortreten (Fig. 558).

Während der postorale Wimperkranz und die adorale Zone wohl der Nahrungszuführung dienen, hat der präorale Wimperkranz vor Allem die Ortsbewegung der Larve zu vermitteln. Ihn findet man daher bei den frei lebenden Larven immer besonders gut entwickelt, während der postorale Kranz und die übrige Bewimperung zurücktreten kann. Entsprechend seiner Function als wichtigstes Bewegungsorgan der Larven sieht man ihn bei manchen marinen Muschellarven zu so starker Ausbildung gelangen, dass der ihn tragende vordere Theil gegen den übrigen Körper abgesetzt erscheint. Das tritt besonders im Stadium einer leichten Contraction des Körpers hervor, wie sie Figur 556 von der Auster darstellt. Dieser besonders in die Augen springende Theil des Larven-

körpers ist es, welchen man als Velum bezeichnet hat. Das Velum kann, zumal in späteren Stadien, durch besondere Muskeln zurückgezogen werden, sodass dadurch die Larve stark contractil erscheint. Besonders ist es ein ventraler und ein dorsaler Retractor, welcher dabei in Betracht kommt (Fig. 556, *vm* und *dm* und Fig. 558). Im vorderen (präoralen) Theil, also im Bereich des Velums, weist die Larve zuweilen eine mehr oder weniger starke Pigmentirung auf (so bei Dreissena), welche ihr ein eigenthümliches und besonders auffallendes Aussehen verleiht (Fig. 557 *A*).

Das Velum bildet ein so vorzügliches Bewegungsorgan für die Muschellarven, dass dieselben mit seiner Hilfe sehr rasch und in bestimmten Richtungen schwimmen, also nicht wie viele andere pelagische, mit Wimperung versehene Larven mehr im Wasser flottiren. Eine solche in Bewegung befindliche Muschellarve bietet in der Stellung, in welcher man sie an der Oberfläche des Wassers gewöhnlich zu Gesicht bekommt, d. h. mit dem Velum nach oben gerichtet, ein sehr charakteristisches Aussehen dar (Fig. 557 *A*). Der starke Wimperbesatz führt eine fast continuirliche rädernde Bewegung aus. In dieser Stellung der Larve ist deren ganzer übriger Körper vom Velum überdeckt. Welchen bedeutenden Umfang das letztere gegenüber dem Körper erreichen kann, erkennt man z. B. recht deutlich an älteren Stadien der Dreissenalarve (Fig. 557 *C*), bei welcher das mächtige Velum weit aus den Schalenklappen hervorgestreckt wird. Bei dieser Form wird übrigens das Zusammenfalten und Einziehen des Velums dadurch befördert, dass in der Medianlinie eine sich mehr und mehr vertiefende Furche auftritt, welche gewissermassen ein Zusammenklappen der beiden polsterartigen Hälften veranlasst. So gewinnt das Velum ein eigenthümliches zweitheiliges Ansehen, was besonders während des Entfaltens desselben deutlich wird, aber auch in anderen Stellungen der Larve am ausgebreiteten Velum hervortritt (Fig. 557 *B* und Fig. 560). Man wird dadurch an das zweitheilige Velum der Gastropoden erinnert, und zwar ist diese Aehnlichkeit noch auffallender, als bei dem stark reducirten Velum von Cyclas, bei welcher Form Ziegler auf dieses Verhalten hingewiesen hat (vgl. pag. 944).

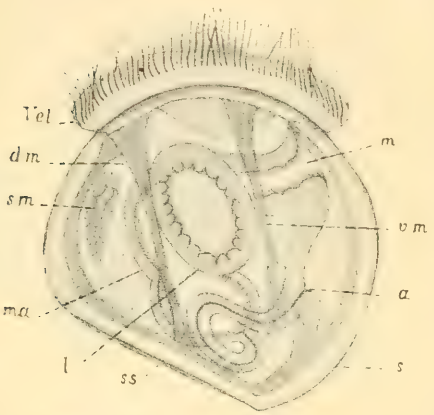


Fig. 556. Larve von Ostrea edulis (nach Huxley aus Ryder's Abhdlg. No. 46). *a* After, *dm* dorsaler Längsmuskel, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *s* Schale, *sm* Schliessmuskel, *ss* Schalenschloss, *Vel* Velum, *vm* ventraler Längsmuskel.

Zumeist scheinen die Muschellarven in sehr früher Zeit die Eihülle zu verlassen, sei es nun, dass sie noch längere Zeit im Schutze des mütterlichen Körpers verweilen, wie es bei Teredo und der europäischen Auster geschieht oder aber direct in's Freie gelangen. Letzteres ist z. B. bei der amerikanischen Auster, bei Modiolaria, sowie wohl auch bei Mytilus und Dreissena der Fall. Die winzigen, etwa birnförmig gestalteten Larven der letzteren Form werden bereits vor Erreichung des Trochophorastadiums,

sowie als Trochophora frei schwimmend an der Oberfläche des Wassers angetroffen.

Ehe wir die weitere Uebereinstimmung der Muschellarven mit der Annelidentrochophora, die sich besonders auf die innere Organisation bezieht, hervorheben, müssen wir zunächst auf einen bisher nicht berücksichtigten Charakter derselben aufmerksam machen, welcher sie von allen anderen (nicht Mollusken-) Larven sofort unterscheidet. Das ist die sogenannte Schalendrüse. Schon in ziemlich früher Zeit, bei Ostrea bereits auf dem Stadium der Gastrula (Fig. 554 *B*), bei Teredo wenig später, senkt sich an der Rückenfläche in der Nähe des hinteren Poles eine durch Erhöhung der Zellen etwas verdickte Parthie des Ectoderms muldenförmig ein (Fig. 555 *B*). Diese Einsenkung, welche die Anlage der Schalendrüse darstellt, vertieft sich bald nachher bedeutend, so dass sie dann als Blindsack erscheint (Fig. 554 C und 562 pag. 947). Eine gewisse drüsige Natur zeigt dieses Gebilde dadurch an, dass seine Zellen die für viele Drüsenzellen charakteristische Längsstreifung aufweisen; bald beginnt denn auch eine Ausscheidung von Substanz, welche sich über der äusseren Oeffnung und dem Rande der Schalendrüse als ein dünnes Häutchen bemerkbar macht (Fig. 554 *C*, Fig. 555 *B*). Dies ist die erste Andeutung der Schale, und es ergibt sich daraus, dass dieselbe in der Anlage unpaar ist.

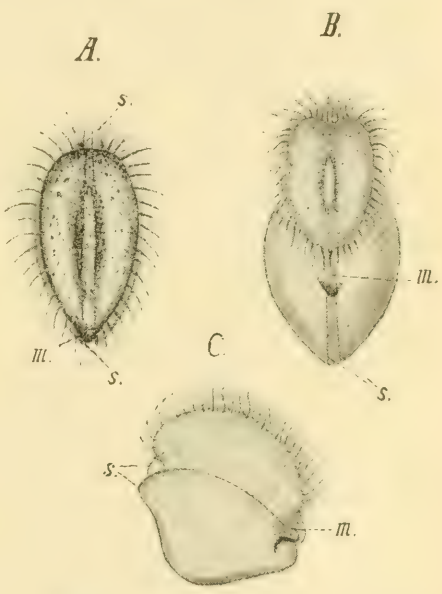


Fig. 557. *A—C* Larven von Dreissena polymorpha in verschiedenen Stellungen; *A* von oben auf das Velum, *B* schräg von oben und von vorn, *C* (ältere Larve) von der Seite gesehen (Original).

m Gegend des Mundes, *s* Schale. Das Velum erscheint (besonders in *A*) stark pigmentirt. In *C* sieht man die Retractoren vom Velum aus nach hinten verlaufen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung gleicht sich mit dem Wachsthum des Embryos die Schalendrüseneinstülpung wieder aus und erscheint zunächst nur als eine flache, von der Schalenanlage bedeckte Einsenkung (Fig. 554 *D* und 563), um später ganz zu verstreichen. Gleichzeitig ist auch die Schale umfangreicher geworden und liegt nun einem Theil des Rückens und der Seitenflächen sattelförmig auf (Fig. 555 *C*, 554 *E* und 563 *C*). Durch das Umbiegen nach den Seiten wird die Zweitheiligkeit der Schale angebahnt, die sich bald durch die in der Medianlinie des Rückens auftretende scharfe Trennungslinie deutlich zu erkennen gibt. Dieselbe entspricht dem Schlossrand der fertigen Schale; in den Figuren 555 *C* und 554 *E* ist sie durch die gerade Linie am Rücken der Larve angedeutet. (Man vergleiche auch die Bildungsweise der definitiven Schale bei Cyclas, pag. 942.) — Welchen bedeutenden Umfang die Schale dann weiterhin an der frei

schwärmenden Larve erreicht, ist aus den Fig. 556 und 557 *B* und *C* zu erkennen. Man sieht, dass die Schale über den Körper hinausragt, was nur dadurch möglich ist, dass die Bildung der beiderseitigen Mantelfalten bereits erfolgte. Diese stellen je eine von den Seiten ausgehende Duplicatur des Ectoderms dar, deren äussere Lamelle dicht an der Schale anliegt, während die innere Lamelle von der kielförmig gewordenen Bauchregion der Larve durch einen tiefen Spaltraum getrennt ist (Hatschek. Man vergleiche hierzu auch die Bildung des Mantels bei Cyclas, wo dieselbe erst später erfolgt, pag. 942).

In dem zuletzt geschilderten Zustand ihrer Ausbildung dient die Schale der Larve schon als wirksamer Schutz, denn infolge der Contractilität des Velums kann der ganze Körper zwischen die beiden Schalenklappen zurückgezogen werden. Die Schale vergrössert sich mit dem fortschreitenden Wachsthum der Larve; bei Dreissena erkennt man schon bald concentrische Zuwachsstreifen, deren Zahl mit dem Alter mehr und mehr zunimmt. Das Wachsthum der Larve selbst, ehe sie sich metamorphosirt, ist bei der letztgenannten Form ein sehr beträchtliches, und entsprechend verhalten sich offenbar auch die marinen Muschellarven.

Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, wie der Besitz der Schale die Trochophora der Lamellibranchiaten (und der Mollusken überhaupt) gegenüber den Trochophoralarven anderer Gruppen in höchst augenfälliger Weise unterscheidet. Bei aller sonstigen grossen Uebereinstimmung tritt in diesem frühen Stadium doch schon die Differenzirung in einer bestimmten, für die Mollusken charakteristischen Richtung auf. Weitere äusserlich am Körper auftretende Molluskencharaktere der Trochophora sind der zwischen Mund und After als Ectodermwulstung hervorsprossende Fuss und die zuerst als papillen- oder leistenförmige Erhebungen des Ectoderms angedeuteten Kiemenanlagen; doch damit betreten wir bereits das Gebiet der Umwandlung des Larvenstadiums in das ausgebildete Thier. Ehe wir hierauf eingehen, haben wir noch einige wichtige Charaktere der Trochophoralarve selbst zu besprechen, welche ihre Uebereinstimmung mit der Anneliden-Trochophora noch stärker hervortreten lassen.

Indem wir uns zunächst an die ectodermalen Gebilde halten, bemerken wir inmitten des Scheitelfeldes unterhalb der starken Geisseln, wo solche vorhanden sind, eine Ectodermverdickung, welche nach Form und Lage durchaus der Scheitelplatte der Annelidenlarven entspricht (Fig. 558 *sp;* vgl. auch Fig. 118—120, pag. 174 u. ff.) Von ihr, die als Centralorgan anzusehen ist und später das Cerebralganglion liefert, soll ein System peripherer Nerven ausgehen.

Bei den Trochophoralarven der Anneliden findet sich unter dem präoralen Wimperkranz ein Nervenring (vgl. pag. 175). Unseres Wissens ist ein solcher bei den Larven der Lamellibranchier noch nicht nachgewiesen, aber bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung beider Larvenformen ist sein Vorhandensein im Ganzen recht wahrscheinlich.

Ausser der Scheitelplatte wird nach Hatschek's Beobachtung an der Trochophora von Teredo noch ein weiterer Bestandtheil des centralen Nervensystems gefunden, nämlich die als umfangreiche Ectodermverdickung zwischen Mund und After gelegene ventrale Ganglienanlage (Fig. 558 *g*), welche später in das Pedalganglion übergeht. Commissuren zwischen beiden Centralorganen des Nervensystems, welche den Vergleich mit dem oberen

Schlundganglion und der Bauchganglienkette der Anneliden noch augenfälliger machen würden, sind in diesem Stadium nicht nachzuweisen (Hatschek).

Zu beiden Seiten der ventralen Ganglienmasse entstehen als wenig umfangreiche Ectodermeinstülpungen die Otolithenbläschen in ähnlicher Lagerung wie bei der Anneliden-Trochophora (Fig. 118 *B*, pag. 174). Feine Härchen, die an ihrer Wand befestigt sind, tragen einen im Centrum gelegenen, stark lichtbrechenden Otolithen von runder Form (Fig. 558 *ot*).

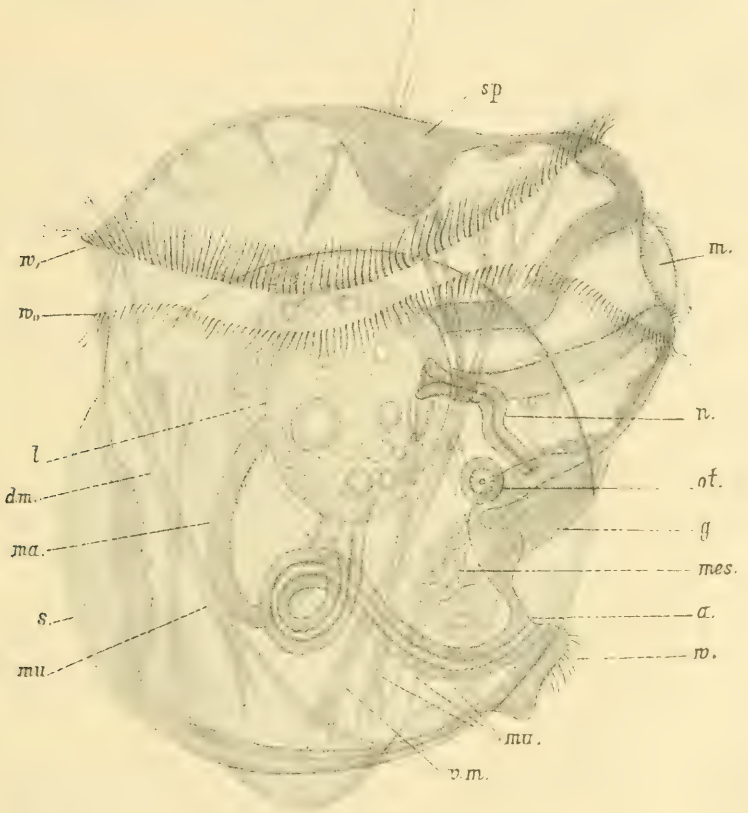


Fig. 558. Larve von Teredo (nach Hatschek).
a After, *dm* dorsaler Längsmuskel, *g* ventrales (Pedal-)Ganglion, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *mes* Mesoderm, *mu* Längsmuskeln, *n* Urniere, *ot* Hörbläschen, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte, *vm* ventraler Längsmuskel, *w* postanales Wimperbüschel, w_1 präoraler, w_2 postoraler Wimperkranz.

Augenflecke mit eingelagerter Linse, welche Lovén bei einigen pelagischen Muschellarven (so auch bei Mytilus) beobachtete, treten allem Anschein nach erst in späteren Stadien der Entwicklung auf, d. h. wenn die Larve schon über das Stadium der eigentlichen Trochophora hinaus ist. Sie liegen dann neben dem Oesophagus, also hinter dem präoralen Wimperkranz, und sind deshalb nicht mit den auf dem Scheitelfeld, das heisst vor dem präoralen Wimperkranz gelegenen Augen der Annelidenlarven zu vergleichen.

Als Ectodermeinstülpungen sind, wie schon früher erwähnt wurde, Oesophagus und Enddarm von Teredo entstanden (Fig. 555 *A* und *C*). Ehe sich beide definitiv mit dem Mitteldarm verbanden, musste dieser erst durch Bildung neuen Zellenmaterials aus den noch wenig veränderten grossen Entodermzellen eine sackförmige Gestalt erhalten. Die letzteren bleiben bei Teredo sehr lang erhalten (Fig. 555 *B*); offenbar ist in ihnen ein reichliches Nährmaterial aufgespeichert, welches allmählich verbraucht wird und eine so frühzeitige Ausbildung des Darmes, wie sie bei Ostrea stattfindet, entbehrlich macht (Fig. 554). Während der Darm anfangs nur einfach gebogen und ähnlich wie bei der Anneliden-Trochophora gestaltet erscheint, macht er dann in Folge eines starken Wachsthums bald einige Windungen (Fig. 558).

Bisher haben wir der ursprünglichen Mesodermanlage und ihren Derivaten keine Beachtung geschenkt, doch sind gerade sie von besonderer Wichtigkeit. Von den beiden anfangs neben dem Blastoporus und sodann (ventral) zu Seiten des Afters gelegenen ursprünglichen Mesodermzellen sollen nach Rabl und Hatschek die symmetrisch gelegenen Mesodermstreifen nach vorn verlaufen, indem ihre Bestandtheile wie bei den Anneliden durch Theilung der Urmesodermzellen geliefert werden, welche ihrerseits lange Zeit unverändert den Charakter der Blastomeren bewahren (Fig. 555). So deutlich freilich und in so starker Entwicklung wie bei den Anneliden treten die Mesodermstreifen hier nicht auf, vielmehr lösen sich schon früh zahlreiche Elemente von dem Stamm des Mesoderms ab, um sich in der primären Leibeshöhle zu vertheilen. Diesen entstammen die Muskeln der Larve. Indem sich die anfangs rundlichen Zellen strecken, Fortsätze aussenden und schliesslich eine fibrilläre Structur annehmen, gehen aus ihnen die langgestreckten Muskelfäden hervor (Fig. 555 *C* und 558). Es bilden sich zunächst die vom hinteren Theil der Schale nach dem Scheitelfelde ziehenden Retractoren des Velums aus. Später kommen noch verschiedene kürzere Muskeln hinzu, welche ebenfalls von der Innenfläche der Schale in der Gegend des Schlosses ausgehend ihre Insertion in der postoralen Körperregion finden (Fig. 558). Diese Muskeln scheinen hauptsächlich als Schalenschliesser zu fungiren (Hatschek). Letztere Function kommt aber vor Allem dem ebenfalls bald auftretenden, aus langgestreckten Mesodermzellen gebildeten Muskel zu, welcher, dorsal vom Darmkanal die Leibeshöhle quer durchsetzend, von einer zur anderen Schalenklappe zieht. Dieser Schalenschliesser tritt bei den Larven vieler Muscheln schon sehr früh auf (Fig. 556 *sm*).

Ganz in der Nähe der Mesodermstreifen, am vorderen Ende derselben, findet sich ein Organ, welches noch fehlt, um die Uebereinstimmung der Lamellibranchiaten-Trochophora mit derjenigen der Anneliden zu einer beinahe vollständigen zu machen, nämlich die Urniere. Dieselbe erscheint nach Hatschek's Beobachtung, welcher Forscher sie zuerst auffand, als ein längliches Gebilde mit enger Höhlung (Fig. 558 *n*). In späteren Stadien verlängerte sich dasselbe und legt sich mit seinem äusseren Ende an das Ectoderm an, um durch eine feine Oeffnung nach aussen zu münden. Seine Höhlung kleidet sich mit zarten, nach aussen gerichteten Cilien aus, und das innere Ende erscheint trichterförmig gegen die Leibeshöhle verbreitert. So besitzt dieses Organ, welches auch von Ziegler an Cyclas beobachtet wurde, alle Eigenschaften der früher von den Annelidenlarven beschriebenen Kopfniere. Das gleiche primitive Excretionsorgan werden wir auch bei der Trochophora der Gastropoden wieder antreffen (pag. 1015).

Während Hatschek bei Teredo eine Communication des Urnierenkanals mit der Leibeshöhle für wahrscheinlich hält, konnte sich Ziegler von dem Vorhandensein einer solchen bei Cyclas nicht überzeugen. Dort verliert sich das innere Ende des Kanals in einer Anhäufung von Mesodermzellen. Der Kanal wird nach Ziegler's Annahme von grossen durchbohrten Mesodermzellen gebildet, wie sie in ähnlicher Weise auch bei den Gastropoden vorkommen.

B. Das Trochophorastadium in der Embryonalentwicklung der Süsswassermuscheln.

Unter den Süsswassermuscheln weist, wie schon pag. 931 erwähnt wurde, nur Dreissena eine freischwärmende Larve auf und zwar zeigt dieselbe genau die Beschaffenheit, welche wir von der Trochophora und späteren Stadien der marinen Muscheln kennen lernten. Daher musste sie auch schon im vorigen Abschnitt zur Betrachtung herangezogen werden (Fig. 557, pag. 935). Besonders ähnlich sind die Larven der Dreissena denen von Mytilus, wie sie Wilson schildert (No. 59).

Das Verhalten von Dreissena ist sowohl im Hinblick auf die übrigen im süssen Wasser lebenden Mollusken, wie auch auf die Süsswasserformen aus den Abtheilungen der Anneliden, Turbellarien und Hydroiden von Interesse, da diese insgesammt die freischwärmenden Larven verloren haben. Es ist dies so zu erklären, dass Dreissena, die eine nahe Verwandte von Mytilus ist, mit den übrigen Charakteren einer marinen Form auch die freischwärmenden Larven beibehalten hat. Man nimmt an, dass sie vor noch nicht allzulanger Zeit in das Süsswasser eingewandert ist, doch ist sie bereits völlig zu Süsswasserform geworden (v. Martens No. 34), wodurch die noch völlig ursprüngliche Beschaffenheit ihrer Larven bemerkenswerth erscheint.

Die übrigen Süsswassermuscheln weisen die Trochophoraform nur als ein Stadium ihrer Embryonalentwicklung auf, und zwar zeigt dieselbe im Vergleich mit den marinen Muscheln eine starke Rückbildung. Dass letzteres wirklich der Fall ist, darauf deuten schon die complicirteren Bildungsverhältnisse des Darmkanals hin. Sowohl bei Cyclas und Pisidium, wie auch bei den Unioniden schliesst sich der Blastoporus; dann schnürt sich der Urdarm vom Ectoderm ab, so dass jetzt ein hinten und vorn geschlossenes Entodermsäckchen vorhanden ist. Dasselbe setzt sich erst später wieder mit dem Ectoderm in Verbindung. Dieses geschieht erstens durch die Vorderdarmeinstülpung, deren Beziehung zum Blastoporus auch hier nicht feststeht, und sodann durch die Bildung des Enddarms[1]). Indem sich so das Entodermsäckchen an zwei Stellen mit dem Ectoderm vereinigt, ist der Darmkanal angelegt. Derselbe setzt sich dann wahrscheinlicher Weise doch aus denselben Bestand-

[1]) Die Angaben, dass der Blastoporus direct in den After übergeht (so bei Pisidium nach Ray Lankester), bedürfen einer Nachprüfung, da die ursprünglicheren Verhältnisse bei den marinen Lamellibranchiaten davon nichts erkennen lassen. Allerdings scheint auch nach Ziegler's Angaben bei Cyclas der Vorgang so zu verlaufen, dass der After am hintern Ende des allerdings vorher zum Schluss gelangten schlitzförmigen Blastoporus seine Entstehung nimmt. Eine Ectodermeinstülpung, welche den Hinterdarm liefert, soll jedenfalls bei dieser Form nicht vorhanden sein.

theilen wie bei der Trochophora zusammen, nachdem zu seiner Bildung ein grösserer Umweg gemacht wurde.

Der besonders wichtige Theil der Muschellarve, das Velum, hat bei den Formen, welche nicht mehr als Trochophoralarven ausschwärmen, eine sehr starke Rückbildung erfahren. Von dem Wimperapparat der Trochophora ist bei Cyclas nur ein wenig umfangreiches Flimmerfeld erhalten, welches sich über und unter dem Munde, sowie seitlich von demselben ausbreitet. Ziegler homologisirt dieses Flimmerfeld der adoralen Wimperzone der Trochophora und meint, dass der zur Ernährung in Beziehung stehende Theil des Velums theilweise erhalten geblieben, während der nicht mehr zur Verwendung kommende Abschnitt, welcher hauptsächlich der Ortsbewegung dient, völlig geschwunden sei. Entsprechend der Rückbildung des Velums haben auch die Larvenmuskeln eine Reduction erfahren.

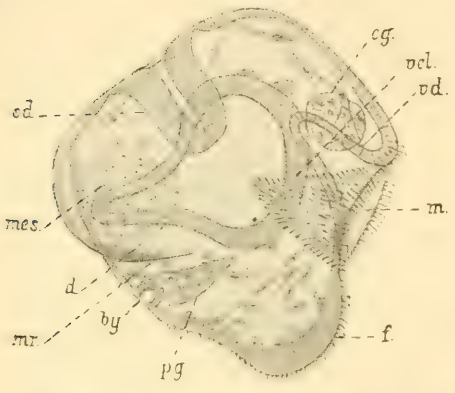


Fig. 559. Embryo von Cyclas cornea auf dem Trochophora-Stadium (nach Figuren von E. Ziegler combinirt).

by Byssusdrüse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fuss, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *mr* Anlage des Mantels, *pg* Pedalganglion, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm, *vel* Velarfeld.

Dass bei Cyclas die Urniere vorhanden ist, wurde schon weiter oben erwähnt. Von weiteren Organen der Trochophora konnte Ziegler noch die Mesodermstreifen, die Schalendrüse und die Scheitelplatte nachweisen.

Die geschilderte Organisation der Embryonen der Süsswassermuscheln macht es zweifellos, dass sie dem Stadium der Trochophora entsprechen. Wie bei Cyclas ist dasselbe auch bei Pisidium nachzuweisen; bei den Unioniden allerdings sind stärkere Rückbildungsprocesse eingetreten, in Folge deren die Organisation der Trochophora nur noch schwer zu erkennen ist. Ein Rest desWimperapparates der freischwärmenden Larven ist auch bei ihnen zurückgeblieben (Fig. 562 bis 564, pag. 947) und verursacht die bekannte Rotation des Embryos innerhalb der Eihaut, doch liegt dies Wimperschild nach den bestimmten Angaben von Schierholz, Schmidt und Goette nicht vorn, sondern am hinteren Theil des Körpers, so dass es dann also nicht als letzter Ueberrest des Velums gedeutet werden kann, wie dies versucht wurde, sondern vielmehr dem analen Wimperbüschel entsprechen würde.

4. Die Umwandlung in das ausgebildete Thier.

Da für die Lamellibranchiaten das Auftreten einer freischwärmenden Larve das ursprüngliche Verhalten darstellt, so haben wir auch bei der Umwandlung dieser freien Larve in das ausgebildete Thier die ursprünglichsten Verhältnisse zu erwarten. Nun ist aber von keinem der marinen Lamellibranchier die Weiterentwicklung im Zusammenhang bekannt, so dass wir uns hauptsächlich an die Süsswassermuscheln halten

müssen. Doch sahen wir, dass auch bei Cyclas die Trochophoraform in recht deutlicher Weise zur Ausbildung kam, und man wird deshalb annehmen dürfen, dass hier auch die Umwandlungsvorgänge keine zu starke Modification erfahren haben. Zur Vergleichung bieten sich die einzelnen Daten, welche aus der Entwicklung der marinen Lamellibranchier bekannt geworden sind.

Schon an der Trochophoralarve tritt bei den Meeresmuscheln unterhalb der Schale der Mantel auf und umgibt mit der letzteren einen grossen Theil des Körpers. Jederseits sind die Mantelfalten durch einen schmalen aber tiefen Spalt von dem bei Teredo an der Ventralseite kielförmig gestalteten Körper getrennt. Vom Fuss ist zu dieser Zeit noch nichts zu bemerken (Fig. 558). Er entsteht erst später durch eine Vorwulstung des Ectoderms, in welche sich eine reiche Masse von Mesodermzellen hineindrängt. In der Nähe davon legen sich die Kiemen an. Sie erscheinen entweder als zwei Ectodermleisten zu beiden Seiten des Körpers da, wo die innere Lamelle der Manteldupliatur in das Körperepithel übergeht (so bei Teredo und Cyclas), oder sie werden ebenda in Form einzelner hinter einander stehender Papillen angelegt. Letzteres gilt z. B. für Mytilus, Dreissena und die Unioniden, auch scheinen nach Jackson bei der Auster die Verhältnisse entsprechend zu liegen.

In dem Stadium, welches bei Cyclas und Pisidium der Trochophora gleichgesetzt werden muss, hat der Fuss bereits eine bedeutende Ausdehnung. Er nimmt die ganze Ventralfläche zwischen Mund und After in Form der dort befindlichen mächtigen Hervorragung des Ectoderms ein (Fig. 559 *f*). Später streckt er sich mehr in die Länge und verräth dann in seiner Gestalt und Lagerung zum übrigen Körper schon deutlich die Gestaltung, welche er beim ausgebildeten Thier annehmen wird (Fig. 561).

Bei den frei schwärmenden Larven erreicht der Fuss bereits einen ziemlichen Umfang, wenn die Larve noch im Besitze ihrer Beweglichkeit ist. Anfangs nur ein stummelförmiges Gebilde, welches erst wenig aus der Schale hervorragt, wächst der Fuss bald in die Länge und wird mit wurmartig tastenden Bewegungen weit aus der Schale vorgestreckt (Fig. 560).

Fig. 560. Aeltere Larve von Dreissena polymorpha (Original). *f* Fuss, *m* Mund, *s* Schale, *v* Velum.

Die Larve weist also in diesem Stadium ausser ihrem provisorischen Bewegungsorgan, dem Velum, bereits das definitive Bewegungsorgan der Muschel auf. Uebrigens pflegt der Fuss, soviel wir bei Dreissena beobachten konnten, während des (noch immer sehr lebhaften) Umherschwimmens der Larve eingezogen zu werden; insofern entspricht also die Figur 560, welche die Ausdehnung des Fusses bei gleichzeitigem Vorhandensein des Velums zeigen soll, nicht ganz der Wirklichkeit, obwohl ein ähnlicher Zustand zur Zeit, wenn die Larve gerade das Velum auszubreiten und den tastend aus der Schale hervorgestreckten Fuss zurückzuziehen beginnt, gelegentlich eintritt.

Die Oberfläche des Fusses ist im Trochophorastadium, wie auch später, mit einer feinen Flimmerung bedeckt. Da, wo sich die obere Grenzlinie der letzteren am hinteren Theil des Körpers befindet, tritt beiderseits von der Mittellinie eine grubenförmige Einsenkung des Ecto-

derms auf, welche gerade über der massigen Zellanhäufung des in Bildung begriffenen Pedalganglions gelegen ist (Fig. 561 *B*). Es ist dies die paarige Anlage der Byssusdrüse von Cyclas.

Beide Gruben sinken bald mit sammt dem dazwischen gelegenen Ectodermtheil tiefer ein, so dass sie nun eine gemeinsame äussere Oeffnung haben; ihr Epithel wird zu Drüsenzellen umgebildet, welche den bekannten, zur Anheftung der Embryonen resp. der jungen Muscheln dienenden Byssusfaden secernieren (Fig. 561 *by*). Beim weiteren Wachsthum des Körpers wird die paarige Anlage der Byssusdrüse immer tiefer in's Innere gezogen und mündet dann durch einen langen Gang mit enger Oeffnung nach aussen. Später verfällt die Drüse (bei Cyclas) der Rückbildung und ist beim ausgewachsenen Thier nur noch als ein sackförmig gestaltetes Rudiment anzutreffen. Bei anderen Muscheln hingegen functionirt sie bekanntlich zeitlebens in starkem Maasse (vgl. auch unten pag. 955).

Bei der von Voeltzkow (No. 57) aufgefundenen, im Darmcanal einer Synapta lebenden Entovalva ist an der hinteren Kante des keilförmigen Fusses ein Saugnapf ähnliches Gebilde vorhanden, welches bei der Vorwärtsbewegung und Festheftung der Muschel Verwendung findet. Seiner Lage nach könnte dasselbe wohl der modificirten Byssusdrüse entsprechen, doch sind darüber noch nähere Nachrichten in Aussicht gestellt. Auch bei der in Kalkröhren lebenden Gastrochaena kommt am Fuss ein Haftapparat, bestehend aus Ectodermeinsenkungen mit umgebender Drüsenmasse, zu Stande, welcher zur Anheftung der breiten Sohle des Fusses an die Innenfläche der Röhre dient, aber nicht der Byssusdrüse entsprechen soll, denn diese tritt nach Sluiter hier ganz zurück (No. 53). — Bei Entovalva erreicht der Fuss eine mächtige Entwicklung, und der Mantel überwächst (wie auch bei Gastrochaena, vgl. pag. 957) die Schale, sonst scheint die Entwicklung dieser parasitischen Muschel keine Besonderheiten aufzuweisen. Sie besitzt Trochophoralarven von typischer Gestaltung, welche in einem vom Mantel gebildeten Brutraum der Muschel zur Entwicklung kommen, von hier in den Darm der Holothurie und mit den Excrementen in's Freie gelangen, wo sie sich (wohl in der gewöhnlichen Weise) weiter entwickeln. Erst die ziemlich ausgebildeten jungen Muscheln wandern durch den Mund der Holothurie in den Oesophagus ein.

Wenn die Ausbildung der äusseren Gestalt des Fusses schon ziemlich weit fortgeschritten ist, bleibt das mit der Bewimperung der Trochophora in Beziehung gebrachte adorale Flimmerfeld noch immer erhalten (Fig. 561 *A* und *B*), dagegen macht die Schale jetzt eine wichtige Umgestaltung durch, welche sie ihrer definitiven Form entgegenführt. Nach Ziegler's Beobachtung, auf welche sich diese Darstellungen stützen, soweit sich dieselben auf Cyclas beziehen, macht sich jederseits von der dorsalen Mittellinie eine Anhäufung kleiner Kalkconcremente unter dem cuticularen, unpaaren Schalenhäutchen bemerkbar (Fig. 561 *A*, $s_{,,}$). Dieselbe vergrössert sich und nimmt bald die Form der definitiven Schale an (Fig. 561 *B*, $s_{,,}$). Jetzt ist ein Schalenplättchen an jeder Seite vorhanden, doch stossen beide noch nicht zusammen, sondern sind von der dorsalen Mittellinie etwas entfernt. Dort tritt dann eine streifige Verdickung des cuticularen Schalenhäutchen auf, welche von einem zum anderen dorsalen Schalenrand (Wirbel) zieht und die Anlage des Ligaments darstellt.

Bevor die Bildung der Schale so weit vor sich gegangen ist, hat schon die Mantelbildung ihren Anfang genommen. Beiderseits vom After

und über demselben entsteht eine Vorwulstung des Ectoderms (Fig. 559 *mr*). Dieselbe erhebt sich zu einer Falte und schreitet von hinten nach vorn am Körper vor (Fig. 561 *A*, *mr*).

In ähnlicher Weise wie bei Teredo (pag. 936) schiebt sich der Mantel mit der Schale von der dorsalen nach der ventralen Seite mehr vor. Die äussere Lamelle des Mantels liegt der Schale dicht an, während die innere die nunmehr auftretende Mantelhöhle begrenzt. Mit der wachsenden Schale vergrössert sich auch der Mantel mehr und mehr, und beide umgeben jetzt schon einen grossen Theil des Körpers (Fig. 961 *B* und 571 pag. 968).

Erst sehr spät scheinen die Siphonen zur Ausbildung zu kommen, wo sie überhaupt vorhanden sind. Sie entstehen durch dichtes Zusammenlegen der beiden Mantelränder, Verschmelzen derselben und Auswachsen der betreffenden Stellen zu langen, röhrenförmigen Gebilden.

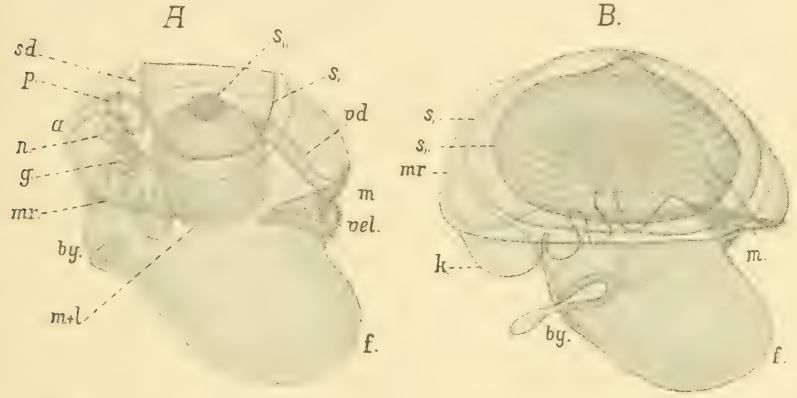


Fig. 561. *A* und *B* Embryonen von Cyclas cornea (nach E. Ziegler). *a* After, *by* Byssusdrüse, *f* Fuss, *g* Genitalanlage, *k* Kieme, *m* Mund, *m* + *l* Magen und Leber, *mr* Mantelrand, *n* Niere, *p* Pericardialbläschen, *s*, Unpaares Schalenplättchen, *s*,, Anlage der Kalkschale, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm, *vel* Velarfeld.

Nach Entstehung der Mantelfalte tritt an der inneren Fläche derselben abermals eine Faltung des Ectoderms auf, welche, wie die Mantelfalte selbst, von hinten nach vorn fortschreitet. Dies ist die erste Anlage der Kiemen (Fig. 561 *B*, *k*), welche sonach in ganz entsprechender Weise wie bei Teredo angelegt werden. Die Kiemenfalte ist von einer feinen Flimmerung bedeckt. Die weitere Differenzirung der Kiemen erfolgt bei Cyclas vom Vorderende der Falte her, und auch sie zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit dem entsprechenden Vorgang bei Teredo. Vom unteren, freien Rande her beginnend, faltet sich die äussere Lamelle der Kiemenfalte nach innen, wodurch parallele, von unten nach oben aufsteigende Rinnen an der Aussenfläche entstehen. Ganz entsprechende Einfaltungen bildet die innere Lamelle, beide treffen aufeinander und verschmelzen zusammen. An diesen Verlöthungslinien erfolgt dann aber eine Durchbrechung der Kiemenlamellen, wodurch in ihnen die vertical zu ihrer Längsrichtung gestellten Kiemenspalten entstehen (Fig. 561 *B*).

Eine derartige Entstehungsweise der Kiemen, wie sie bei den beiden Muscheln, deren Entwicklung zufälliger Weise am besten bekannt ist, beobachtet wurde, gilt nicht für alle Muscheln, ja es ist

sogar wahrscheinlich, dass sie nur einen abgeleiteten Zustand darstellt. Bei verschiedenen Muscheln mit typischen Larvenformen, so z. B. bei Mytilus, Dreissena und Ostrea, entstehen die Kiemen in Form von Papillen, welche sich reihenweise hinter einander anlagern und später mit einander in Verbindung treten. Auf die hierbei sich abspielenden Bildungsvorgänge soll erst später (pag. 962) eingegangen werden.

Bei der Ausbildung der äusseren Gestalt der Muschel ist noch die Entstehung der Mundlappen zu erwähnen. Dieselben scheiden sich beim ausgebildeten Thier in ein oberes (vorderes) und unteres (hinteres) Paar. Nach Ziegler's Beobachtung entstehen dieselben bei Cyclas auf folgende Weise. Das den Mund umgebende Flimmerfeld erfährt durch eine nach beiden Seiten hin verlaufende Furche eine Trennung in einen oberen und einen unteren Theil. Der erstere ist der Oberlippe, der letztere der Unterlippe zuzurechnen. Diese beiden Theile nun sind es, welche durch Auswachsen den Mundlappen ihren Ursprung geben. Zur Zeit, da der Mantel über die Oberlippe hinabwächst, tritt an dieser eine mediane Einsenkung auf, und eine ebensolche macht sich auch an der Unterlippe erkennbar, so dass Ober- und Unterlippe in zwei seitliche Abtheilungen getrennt werden. Diese beginnen nun sich faltenartig zu erheben und in die Mundlappen auszuwachsen.

Durch die geschilderte Bildungsweise der Mundlappen wird die bereits von Lovén ziemlich bestimmt geäusserte Vermuthung, dass das Velum der Larve in die Mundlappen übergehen möchte, theilweise bestätigt. In der Zweitheilung der Mundlappen findet Lovén bereits eine Uebereinstimmung mit dem zweitheiligen Velum der Gastropoden, und diese Uebereinstimmung wird noch durch Ziegler's Beobachtung der medianen Spaltung des Flimmerfeldes von Cyclas verstärkt. Dann könnte man den geringen, oberhalb des Mundes gelegenen Abschnitt des Flimmerfeldes als letzten Rest des vorderen Wimperkranzes der Trochophora ansehen. Im Uebrigen scheint aber, wie schon früher gezeigt wurde, das Flimmerfeld von Cyclas hauptsächlich dem adoralen Theil der Larvenbewimperung zu entsprechen. Diese dient aber der Nahrungsaufnahme mehr als der Ortsbewegung, und wir sehen hier den betr. Theil des Larvenkörpers in ein Organ des ausgebildeten Thieres übergehen, welches die gleiche Function besitzt. Die Bedeutung der Mundlappen liegt hauptsächlich in ihrer Beziehung zur Nahrungsaufnahme, welche sie durch ihre Stellung am Körper und den Besitz der Wimperbekleidung unterstützen (Thiele, No. 55). Von Wichtigkeit würde es sein, genau das Schicksal des gesammten Velums, d. h. des vor Allem als Velum in Anspruch genommenen präoralen Theiles, bei einem marinen Lamellibranchier kennen zu lernen.

Die Umbildung der Lamellibranchiatenlarve zum ausgebildeten Thier ist vor Allem charakterisirt durch das gänzliche Zurücktreten des bei ihr so umfangreichen präoralen Körpertheiles. Während sich bei der Larve, zwischen Mund und Schale, das mächtig entwickelte Velum ausbreitet (Fig. 555—558, pag. 933—937 und Fig. 559, pag. 940), verkürzt sich diese Strecke später bedeutend (Fig. 561 *A*) und schwindet schliesslich fast ganz, wie es dem Verhalten des ausgebildeten Thieres entspricht, dem ja ein eigentlicher Kopfabschnitt beinahe völlig verloren gegangen ist.

Während die besprochenen äusseren Gestaltsveränderungen am Embryo sich vollzogen, hat derselbe auch bereits eine bedeutende Vervollkommnung seiner inneren Organisation erfahren, doch soll hierauf erst später eingegangen werden. Die Jungen von Cyclas und Pisidium

verlassen das Mutterthier erst, wenn sie im Ganzen bereits dessen Organisation erreicht haben.

Abweichungen der späteren Entwicklung bei den Monomyariern im Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen der Dimyarier.

Von den Monomyariern ist nur bei Ostrea der Uebergang der Larve zum ausgebildeten Thier etwas genauer untersucht worden, und danach scheint ihre Entwicklung mit derjenigen der übrigen marinen Lamellibranchier bis zu einem gewissen Punkte stark übereinzustimmen. Wie sehr dies bezüglich der frühen Entwicklung der Fall ist, wurde schon oben gezeigt (pag. 929 und Fig. 554 und 556 pag. 934). Die Trochophoralarve besitzt bereits einen Schalenschliesser (Fig. 556 *sm*), welcher dadurch entstand, dass sich Mesodermzellen in die Länge strecken, neben einander anordnen und an beiden Schalenklappen festheften. Dieser Schliessmuskel von Ostrea liegt dorsal vom Darm, entspricht also insofern durch seine Lagerung dem vorderen Schliessmuskel der Dimyarier, welcher ebenfalls dorsal vom Darm, d. h. vom Oesophagus angetroffen wird (Fig. 571, *vsm*, pag. 968). Der definitive Schliessmuskel der Monomyarier liegt aber ventral vom Darm (Fig. 571 *hsm*), zeigt demnach die Lagerung des hinteren Muskels der Dimyarier und ist diesem homolog zu setzen. Es kann also der Schliessmuskel der Austerlarve nicht derselbe sein wie derjenige des ausgebildeten Thieres. Diese bereits von verschiedenen Forschern (Huxley, Horst u. A.) betonte Differenz klärt sich denn auch durch die spätere Entwicklung, welche besonders durch Jackson eingehender studiert wurde (No. 22 und 23).

Das Larvenstadium, in welchem nur ein (nämlich der vordere) Schliessmuskel vorhanden, bezw. weiter ausgebildet ist, als der erst in Entstehung begriffene hintere Schliessmuskel, wird auch bei einer ganzen Anzahl anderer Muscheln angetroffen, so bei Cardium, Montacuta, Modiolaria, Mytilus, Dreissena, Pisidium. Auch bei den Unioniden scheint zuerst der vordere Schliessmuskel angelegt zu werden, wie dies überhaupt bei fast allen daraufhin beobachteten Muscheln der Fall ist.

Bei Cyclas hingegen soll nach Ziegler's Angabe der hintere Schliessmuskel dem vorderen in der Ausbildung vorangehen, doch wurde schon erwähnt, dass bei dem verwandten Pisidium zuerst der vordere Muskel angelegt wird. Wenn für Mytilus die frühere Ausbildung des hinteren Schliessers angegeben worden ist (Lacaze-Duthiers No. 28), so dürfte dies darauf beruhen, dass die Larvenstadien, welche von dem genannten Forscher sowie von Lovén (No. 33) untersucht wurden, bereits ältere waren. Nach Wilson (No. 59) kommt auch bei der jungen Mytiluslarve der vordere Schliessmuskel früher als der hintere zur Ausbildung, und ebenso verhält sich die nahe verwandte Dreissena (Korschelt, No. 27).

Nach der Entstehung des vorderen Schliessmuskels tritt bei Ostrea in ähnlicher Weise, wie bei den Larven der obengenannten Muscheln, ein hinterer, ventral vom Darmkanal gelegener Schliessmuskel auf (Jackson). Ostrea, und wie sie wohl auch die übrigen Monomyarier, besitzt eine Zeit lang zwei (einen vorderen und hinteren) Schliessmuskel von ungefähr gleicher Stärke, ganz so wie die Dimyarier. Erst indem der vordere

dieser beiden Muskeln zur Rückbildung gelangt, wird Ostrea zum Monomyarier.

Wenn die Muschellarven anfangs einige Zeit nur einen Schliessmuskel besitzen, so darf man also nicht, wie es geschehen ist, von einem Monomyarier-Stadium sprechen und den bleibenden Zustand der Monomyarier als durch eine Bildungshemmung in dieser Hinsicht, d. h. durch die mangelnde Ausbildung eines zweiten Muskels entstanden denken. Die Dimyarier durchlaufen demnach nicht nur kein Monomyarier-Stadium im eigentlichen Sinne, sondern die Monomyarier weisen vielmehr in der Jugend die beiden typischen Schliessmuskeln der Dimyarier auf.

Wie durch den Besitz zweier Schliessmuskeln, stimmt die Larve, bezw. die junge Muschel, auch in der übrigen Organisation mit den Larven anderer Lamellibranchiaten überein, doch macht sich später auch darin der Uebergang zur festsitzenden Lebensweise geltend.

Die bisher frei schwimmende, mit zwei ganz symmetrischen Schalen und den beiden Muskeln ausgestattete Larve setzt sich fest, indem ihr Mantel eine Kittmasse producirt, welche wohl aussen an die linke Schale gelangt und diese mit der Fläche an der Unterlage festkittet (Huxley, Ryder). Nunmehr macht sich in der weiteren Ausbildung der Muschel jene Hinneigung zu einer radiären Gestaltung geltend, welche man an der ausgebildeten Auster kennt, und welche vielfach bei solchen Thieren beobachtet wird, welche eine festsitzende Lebensweise annehmen. Der allein übrig bleibende, hintere Schliessmuskel rückt ziemlich in die Mitte des Thieres. Der vordere Theil des Körpers macht allmählich eine Drehung (um die verticale Axe) von beinahe einem rechten Winkel, so dass der Mund, welcher anfangs dem langen, freien Rande der Schale stark genähert lag, nunmehr in die Nähe des Wirbels zu liegen kommt. Durch diese Drehung ist auch die kreisförmige Ausbreitung von Kiemen und Mantel zu erklären, welche am ausgebildeten Thier zu erkennen ist. Der Fuss, dessen Function unterdrückt ist, bleibt rudimentär. Es wird von der Auster angegeben, dass sie direct von der frei schwimmenden Larve zur festsitzenden Form überginge, und dass daher der Fuss für sie unnöthig sei (Jackson). Bei einem anderen Monomyarier hingegen, nämlich bei Pecten, ist der Fuss in der Jugend sehr gut entwickelt und dient der Muschel als Bewegungsorgan, später wird er jedoch auch hier reducirt, da sich die ältere Muschel durch Klappbewegungen der Schalen schwimmend fortbewegt (Jackson)[1]. Auch bei anderen Muscheln, nämlich solchen Dimyariern, welche eine vorzugsweise festsitzende Lebensweise führen, wie z. B. Dreissena polymorpha, tritt der anfangs recht umfangreiche Fuss (Fig. 560, pag. 941) in der Ausbildung verhältnissmässig zurück. Dreissena durchläuft, nachdem das Velum zur Rückbildung gelangt ist und ehe sie sich festsetzt, ein Stadium, auf welchem sie mit Hilfe ihres Fusses sehr lebhaft umherkriecht (No. 27). Uebrigens führt diese Muschel auch später noch zeitweilig Bewegungen aus, die aber in Folge der starken Reduction des Fusses nur noch sehr langsam vor sich gehen (No. 58).

---

[1]) Die Entwicklung von Pecten ist durch Fullarton studiert worden, doch ist aus dieser von 4 Tafeln begleiteten Arbeit (No. 14) nur ungefähr so viel zu ersehen, dass die Entwicklung bis zum späteren Larvenstadium in ganz ähnlicher Weise wie bei anderen marinen Muscheln verläuft. Die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier wurde nicht verfolgt.

5. Der Entwicklungsgang der Najaden (Unioniden).

Die Entwicklung der Unioniden unterscheidet sich so wesentlich von derjenigen der übrigen Muscheln, dass dieselbe, mit Ausnahme der Eifurchung, hier für sich betrachtet werden muss. Sie hat offenbar durch Veränderung der äusseren Lebensverhältnisse gewisse, sehr durchgreifende Modificationen erfahren, und zwar war es auf die gesammten späteren Entwicklungsvorgänge von grossem Einfluss, dass die Jungen, bezw. Larven, eine temporär parasitische Lebensweise annahmen, indem sie sich an den Kiemen oder der Haut der Fische festsetzten. Sie erlangten dadurch auch bestimmte Charaktere, welche sie später wieder verlieren, so dass bei den Unioniden eine eigene Larvenform zur Ausbildung kommt, welche nicht mit der Larve der marinen Lamellibranchier zu vergleichen, sondern eigens von ihnen erworben ist.

Die Entwicklung der Najaden ist von einer ganzen Anzahl Forschern studiert worden. Während sich Flemming, Rabl, Goette und Schierholz mit der Embryonalentwicklung beschäftigten, wurde der spätere Entwicklungsgang neuerdings wieder von dem letztgenannten Autor, sowie früher von Forel, (No. 13), Leydig, (No. 32), Braun (No. 4 und 5), Balfour (Handb. Entw. Gesch.), F. Schmidt (No. 50) u. A. untersucht.

A. Die früheren Entwicklungsvorgänge.

Es wurde bereits früher (pag. 929 und ff.) mitgetheilt, dass die Unioniden eine Invaginationsgastrula aufweisen, und dass vor der Ausildung derselben grosse Mesodermzellen aus dem Zusammenhang der Blastulazellen in die Furchungshöhle treten. Noch ehe es zur Bildung des sehr unansehnlichen Urdarmes kommt, welcher seinen Ursprung jedenfalls, wie bei den anderen Lamellibranchiaten, von den Makromeren der inäqualen Furchungsstadien herleitet, tritt an der Keimblase eine Einsenkung auf, die sich mehr und mehr vertieft (Fig. 562 *sd*). Sie wird von voluminösen, körnig und daher dunkel erscheinenden Zellen gebildet, und ihre ganze Gestaltung lässt es wohl erklärlich erscheinen, dass man sie längere Zeit für den Urdarm gehalten hat (vgl. pag. 929). Diese Einsenkung entspricht aber ihrer Lage nach nicht der Ventralseite, sondern ist am Rücken des Embryos gelegen, und über ihr, die sich allmählich wieder ausgleicht (Fig. 563 *A—C*, Fig. 564 *A*)[1], tritt das Schalen-

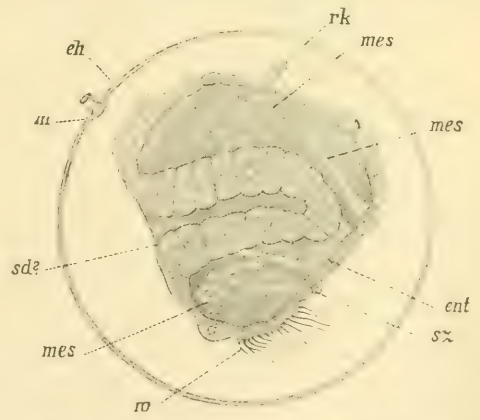


Fig. 562. Embryo von Anodonta in der Eihülle (nach Schierholz).

ent Entodermsäckchen, *eh* Eihaut, *m* Mikropyle, *mes* Mesodermzellen, zum Theil in Muskelzellen ausgewachsen, *rk* Richtungskörper, *sd* Schalendrüse, *sz* seitliche Zellen, *w* Wimperfeld am Hinterende.

[1]) Zu den Figuren 562 und 564 *A* muss bemerkt werden, dass sie schon vor längerer Zeit bei dem damaligen Mangel instructiver Bilder zur Illustrirung dieser

häutchen auf. Man hat es also in ihr mit der Schalendrüse zu thun, wie Goette nachwies.

Die Bildung der Schale entspricht sonach ganz dem Vorgang, wie er bei den marinen Lamellibranchierlarven stattfindet (Fig. 554 u. 555, pag. 929 u. 933) und auch bei Cyclas beobachtet wird (Fig. 559, pag. 940), nur dass die Schalendrüse einen ganz besonders grossen Umfang zeigt und sehr früh auftritt. Diese frühzeitige Bildung der Schale möchte man am ehesten, wie es auch Goette thut, auf die (noch zu besprechende) wichtige biologische Bedeutung der Schale für die Larve zurückführen und ebenso das Zurücktreten des Darmes durch die parasitische Lebensweise der Larve erklären, infolge deren der Darm erst spät zum Functioniren bei der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme und Verdauung gelangt.

Wenn man die Schale des Najadenembryos mit derjenigen der typischen Muschellarven vergleicht, so liegt es auch nahe, die übrigen Theile desselben zu den Organen der Trochophoralarve in Beziehung zu setzen. Abgesehen von den entodermalen und mesodermalen Theilen,

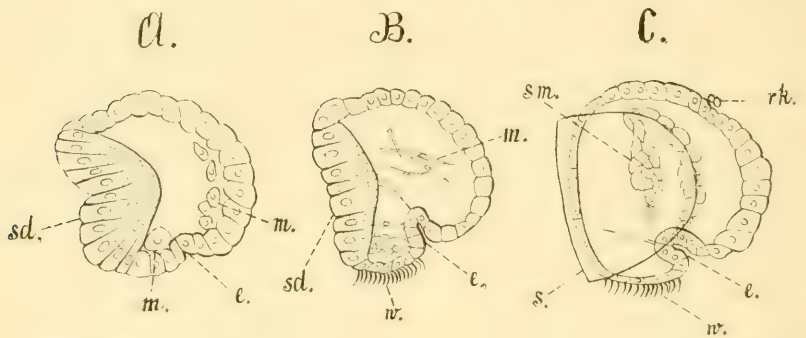


Fig. 563. *A—C* Embryonen von Anodonta piscinalis im optischen Mediandurchschnitt (nach Goette).

e Entodermanlage (Urdarm), *m* Mesoderm, *rk* Richtungskörper, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sm* Schliessmukel, *w* Wimperbüschel am Hinterende des Embryos.

deren bereits Erwähnung gethan wurde (pag. 929 und 930), fällt besonders das bewimperte Feld in's Auge (Fig. 562—564 *w*), welches offenbar den letzten Rest der Bewimperung der frei schwärmenden Larve darstellt. Dieses Wimperfeld entspricht nicht, wie man anfangs vermuthete, einem Ueberbleibsel des Velums, sondern es bezeichnet das Hinterende des Körpers, und ist demnach wohl eher der ventralen Bewimperung oder dem analen Wimperfeld der Trochophora gleich zu setzen (pag. 933, Fig. 555, 558). Dem Velum, d. h. der präoralen Parthie der Trochophora, würde beim Embryo von Anodanta die breite Parthie entsprechen, welche vor der Schale und dem Entodermsäckchen gelegen ist. In dem jüngeren Embryo der Fig. 562 erscheint diese Parthie nur von einer ziemlich dünnen Zellenlage gebildet, während sie bei dem Embryo der Fig. 564 *A* dickwandig ist, und aus

etwas schwierigen Verhältnisse in etwas schematischer Weise angefertigt wurden. Die Verhältnisse liessen sich damals noch nicht mit völliger Sicherheit übersehen. So gilt dies z. B. für die Entfernung des Entodermsäckchens von der Schalendrüsenmündung in Fig. 562, was für die Entstehung des Mesoderms von Wichtigkeit wäre (vgl. pag. 930). Nunmehr liegt Goette's Darstellung dieser Verhältnisse vor, welche dieselben klärt. Einige Copien nach Goette (Fig 563 *A—C*) sind deshalb noch beigegeben.

vacuolenhaltigen Zellen besteht, wie sie Ziegler in ähnlicher Weise für das rudimentäre Velum von Cyclas beschreibt. Die Gestaltung dieser Parthie des Embryos erinnert an die bei den Embryonen der Gastropoden als Kopfblase bezeichnete Auftreibung des präoralen Theiles, welches Verhältniss hier noch mehr als bei Cyclas hervortritt, worauf schon Ziegler aufmerksam gemacht hat.

In dieser Gegend des Embryos werden verschiedentlich die Richtungskörper noch angetroffen (Fig. 562 und 563 *C*), was für die nicht ganz leichte und bis auf Schierholz (No. 49) gewöhnlich falsch dargestellte Orientirung des Embryos einen Hinweis liefert.

B. Die weitere Entwicklung bis zur Larve und deren Parasitismus.

Aus dem Vorhergehenden ergab sich, dass die Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Unioniden bereits sehr früh zum Ausdruck kommen und sich sowohl in der inneren, wie äusseren Beschaffenheit des Embryos

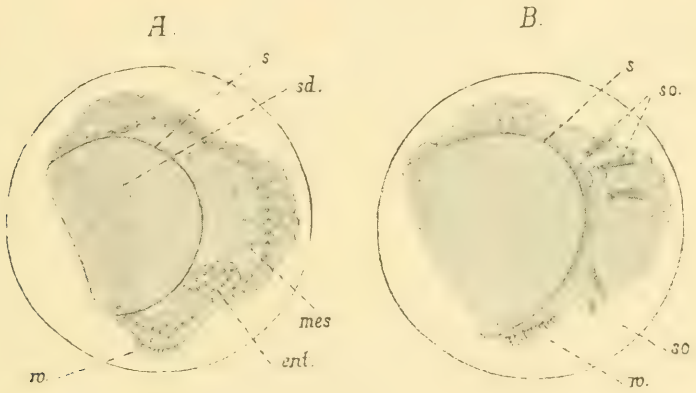


Fig. 564. *A* und *B* Embryonen von Anodonta. (*A* unter Zugrundelegung einer Figur von Flemming, etwas schematisirt, *B* nach Schierholz). *A* durchsichtig mit aufliegender Schale gedacht, *B* Oberflächenansicht.

ent Entoderm (Anlage des Mitteldarms), *mes* Mesoderm, *s* unpaares Schalenhäutchen, *sd* Schalendrüse, *so* Sinnesorgane, *w* Wimperfeld am hinteren Körperende.

geltend machen. In dem Stadium, bis zu welchem wir seine Ausbildung verfolgten, stellt er eine rundliche, nicht ganz regelmässig geformte Blase dar, welche von einer einschichtigen Ectodermlage gebildet wird, und an deren Innenseite wohl hier und da schon einzelne der an Zahl vermehrten und theilweise in die Länge gestreckten, muskelfaserartigen Mesodermzellen sich anlegen (Fig. 563 und 564). Bei diesem jungen Embryo liegt die Schale zunächst sattelförmig der Dorsalseite auf (Fig. 563 *C* und 564 *s*).

Später kommt dann unter dem unpaaren Schalenhäutchen die zweiklappige Schale zur Anlage. Wahrscheinlich geschieht dies in ähnlicher Weise wie bei Cyclas; eine Differenz, welche mit den Lebensverhältnissen der Unioniden zusammenhängt, ist jedoch insofern vorhanden, als jede Schalenklappe dreiseitig erscheint und ihre freie Spitze sich hakenförmig umbiegt. Dort trägt die Schale an ihrer Aussenfläche eine Anzahl kleiner Häkchen, welche wohl mit sammt den beiden, durch die Umbildung

der Schale gebildeten Haken während des parasitischen Lebens der Muschel zur Befestigung am Fischkörper dienen (Fig. 565 und 566 *sh*). Ehe die Schale noch diese Ausbildung erhalten hat, machte sich eine eingreifende Umgestaltung der ganzen Körperform bemerkbar. Die ventrale Parthie des Körpers, welche vorher von der Schale nicht bedeckt war, sondern über sie hinausragte (Fig. 564 *B*), erscheint jetzt gegen das Schloss der Schale, also nach der dorsalen Seite zu gedrängt (Fig. 565 *A*), und der ganze Körper ist somit in zwei Hälften geschieden, von denen jede einer Schalenklappe zugehört (Fig. 565 *A* und *B*). Auf diese Weise kommt die Bildung des Mantels zu Stande. Derselbe ist also in diesem Stadium auffallend umfangreich, während der übrige Körper stark gegen ihn zurücktritt und erst später seine Entwicklung aus der mittleren Parthie nimmt (Fig. 565).

Bei den geschilderten Vorgängen handelt es sich um tief eingreifende Wachsthumsprocesse, die wohl vor Allem durch die Ausbildung von Schale und Mantel beeinflusst werden. Die genaueren Details derselben scheinen uns noch weiterer Aufklärung bedürftig.

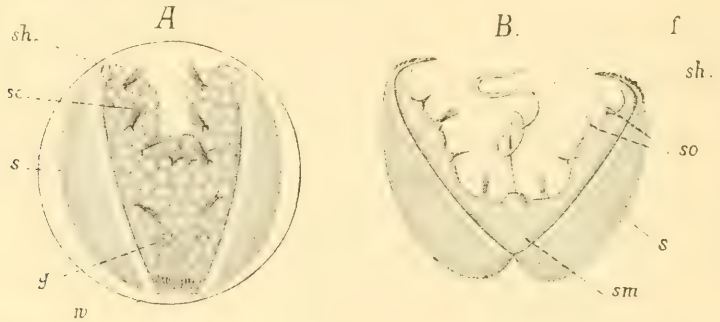


Fig. 565. *A* und *B*, Aelterer Embryo (innerhalb der Eihülle) und freie Larve (Glochidium) von Anodonta (nach Schierholz und Forel).
f Larvenfaden, *g* seitliche Gruben, *s* Schale, *sh* Schalenhaken, *sm* Schliessmuskel, *so* Haarbüschel der Sinnesorgane, *w* Wimperfeld.

Als ectodermale Bildungen sind früh jederseits am Embryo vier pinselartig gestaltete Organe aufgetreten (Fig. 564 *B*, *so*), die in Folge der beschriebenen Vorgänge ihre Lage verändern und dann an der Innenfläche des Mantels angetroffen werden. Jedes dieser Organe besteht aus einer hochprismatischen Zelle, welche eine Anzahl (anfangs 4—10, später bis zu 30) langer und feiner Sinneshaare durch eine überdeckende, durchbohrte Cuticula sendet (Flemming). Man hat es hier mit Sinnesorganen zu thun, welche allem Anschein nach beim Ansetzen der Larve an den Fisch eine Rolle spielen und jedenfalls eine späte Erwerbung darstellen.

Dementsprechend sind diese Sinnesorgane wohl als Differenzirungen des Mantels aufzufassen und ist ihnen kaum eine Beziehung zum Velum zuzuschreiben, wie man sie aus der Stellung des einen derselben entnehmen zu können glaubt (Schierholz). Dieses eine Sinnesorgan behauptet nämlich eine isolirte Stellung und ist vor die Mundöffnung gerückt (Fig. 566, *A*).

Die Function der sehr eigenthümlichen Organe hat man sich in recht einleuchtender Weise so erklärt, dass sie den durch Berührung eines Fisches auf die Larve ausgeübten Reiz vermitteln und dadurch zur Auslösung der Muskelbewegung Veranlassung geben, welche ein Zusammenklappen und somit das Festhaken der Schalen bewirkt.

Zur weiteren Ausbildung der Unionidenlarve gehören noch einige wichtige Organe, zunächst der mächtige Schliessmuskel der Schale. Derselbe entsteht schon sehr früh durch Vermehrung der noch wenig differenzirten Mesodermzellen (Fig. 563 *C*, *sm*), indem diese sich in die Länge strecken und an die Schalenklappen ansetzen. So durchzieht der kurze, aber breite Muskel von einer Schale zur andern die Leibeshöhle (Fig. 565 *B*, *sm*). Ausser diesem umfangreichen Muskel sind noch eine Anzahl anderer, schwächerer Muskeln in Form langgestreckter Mesodermzellen vorhanden, welche sich in verschiedener Richtung an das Ectoderm ansetzen, ähnlich den Muskeln, welche bei der Trochophora die Contractionen des Larvenkörpers hervorrufen. Schierholz schreibt der Wirkung dieser Muskelzüge die früher besprochenen Umgestaltungen des äusseren Embryos zu. Auch für die Schalenhaken sind nach F. Schmidt besondere Muskeln in Form differenzirter Zellen des Mantels vorhanden.

Ein eigenartiges und charakteristisches Larvenorgan entsteht in der Medianlinie zwischen den beiden Mantelhälften als Einstülpung des Ectoderms (Rabl). Es wächst nach innen zu einem langen Drüsenschlauch aus, welcher sich mehrmals um den Schalenschliesser windet und einen Faden zäher Substanz absondert, welcher nach aussen tritt (Fig. 565 *B* und 566 *A*, *f*). Man hat dieses Organ als Byssusdrüse, entsprechend den gleichnamigen Organen anderer Lamellibranchiaten aufgefasst, doch ist diese Deutung trotz der ähnlichen Function des Organs nicht berechtigt, da es der Lage dieser Drüse gar nicht entspricht und später am Fuss der Larve zwei Ectodermeinstülpungen auftreten, welche als Homologa der Byssusdrüsse anzusehen sind (Carrière, F. Schmidt, Schierholz). Der Klebfaden ist demnach ebenfalls als provisorisches Larvenorgan aufzufassen.

Die Lage des Larvenfadens ist insofern eine sehr auffallende, indem er sich vor dem Munde befinden soll (Fig. 566 *A*). Der Mund ist ausserordentlich weit nach hinten gedrängt, wie auch der Darmkanal (*d*) einer kleinen hinteren Parthie der Larve angehört. Man hat dies auf die mächtige Entwicklung des Schliessmuskels (*sm*) zurückgeführt. Uns scheinen übrigens die morphologischen Verhältnisse dieser Larvenstadien im Vergleich zu dem früheren mit der Trochophora verglichenen Stadium noch immer weiterer Aufklärung zu bedürfen.

Zwischen den pinselförmigen Sinnesorganen und dem Wimperfeld bemerkt man am Embryo zwei Einsenkungen, die sog. seitlichen Gruben, über deren Bedeutung sich die Autoren nicht recht klar sind. Wenn wir die etwas dunkle Darstellung von Schierholz recht verstehen, meint er, dass aus den grossen Zellen am Boden dieser Gruben (wohl entsprechend den seitlichen Zellen der jüngeren Embryonen) die Pedalganglien hervorgehen. Da aber die Pedalganglien wie bei Cyclas unter den Einsenkungen liegen, welche die Byssusdrüse liefern, so könnten diese früh auftretenden Gruben vielleicht zu letzterer in Beziehung stehen (?). Auch bei Cyclas erscheint die paarige Anlage der Byssusdrüse bereits sehr früh (Fig. 559 und 560), und die Lagebeziehung der Gruben zum Fuss liesse sich mit dieser Deutung vereinigen. Allerdings scheint die eigentliche Bildung der Byssusdrüse bei Anodonta erst später stattzufinden.

Wenn der Embryo ungefähr die geschilderte Organisation erreicht hat, werden die Eier von der Muschel ausgeworfen, worauf im Wasser die Eihülle platzt und der Embryo heraustritt. Er wird hiermit zur Larvenform, die man mit besonderem Namen als Glochidium zu bezeichnen pflegt. Glochidium parasiticum hatten ältere Forscher

(Rathke, Jacobson) die in den Kiemen der Muscheln gefundenen und für Parasiten erachteten Embryonen genannt.

Die merkwürdige Thatsache, dass die Glochidien eine Zeit lang an Fischen parasitiren, wurde von Leydig (No. 32) entdeckt und sodann von Forel und Braun weiter verfolgt. Neuerdings geben F. Schmidt und Schierholz eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse, welcher wir uns hier besonders anschliessen. Danach verflechten sich die aus der Muschel nach aussen gelangten Larven mittelst ihrer Klebfäden zu grösseren Massen, welche am Boden ruhen und gelegentlich aufgewirbelt werden. Dann gelangen sie wohl auch zufällig an Fische, und mit Hilfe ihrer Schalenhaken gelingt es einigen von ihnen, sich hier festzusetzen. Unio beschränkt sich ausschliesslich auf die Kiemen der Fische, während sich die Glochidien von Anodonta in Folge ihrer besseren Hakenbewaffnung auch an den Flossen und an der Haut festzuheften vermögen.

Der Hakenapparat der Schale ist nach Schierholz bei Unio weniger gut entwickelt, und es ist von Interesse, dass bei gewissen Unioniden Nordamerikas die Hakenbewaffnung der Larvenschale ganz fehlen soll, wie Schierholz nach Angaben von Lea hervorhebt (No. 49). Das Gleiche ist übrigens nach den neueren Beobachtungen v. Jhering's (No. 25) auch bei den südamerikanischen Unionidenlarven der Fall, denen ausserdem die Haarbüschel und vielleicht auch der Larvenfaden fehlen. Bei allen diesen Unioniden scheinen demnach die biologischen Verhältnisse etwas anders zu liegen als bei unseren einheimischen Formen, und es wäre wünschenswerth. Genaueres darüber zu erfahren, wie sich die betreffenden Muscheln in Beziehung auf den Parasitismus der Larven verhalten [1]). Wie die Schalenhaken kann auch der Larvenfaden den Glochidien fehlen, so bei Anodonta complanata, obwohl die betreffenden Larven im Uebrigen die Organisation der Glochidien zeigen und ein parasitisches Leben führen (Schierholz).

Vom Gewebe des Fisches wird schon in kurzer Zeit eine Cyste um den Parasiten gebildet. Eine eigenthümliche, von den grossen Cylinderzellen des embryonalen Mantels gebildete, pilzförmige Wucherung dient nach Braun's Beobachtung dazu, das Gewebe des Wirthes und besonders die von den Schalenhaken erfassten Flossenstrahlen zu resorbiren, um deren Kalksalze der Larve zuzuführen. Dadurch dürfte wohl die Ernährung der letzteren vermittelt werden, so lange ihr Darmkanal noch nicht in Thätigkeit ist.

Die Zeit des Verharrens der Glochidien am Fisch scheint sich nach der Gunst oder Ungunst der Temperatur zu richten und schwankt zwischen wenigen Wochen und mehreren Monaten. Schierholz und Braun stellten fest, dass die Larven 72—73 Tage an den Fischen verblieben. In dieser Zeit macht die Larve ihre Veränderung zum ausgebildeten Thiere durch.

Larven von vollständig abweichender Gestaltung besitzen die südamerikanischen Verwandten unserer Anodonten, so dass v. Jhering, welcher diese Larven in den Muscheln auffand, sie für Parasiten gehalten hätte, wenn nicht die Uebereinstimmung der Eihülle sammt Mikropyle mit der Hülle der Ovarialeier jeglichen Zweifel über ihre Zugehörigkeit zur Muschel niedergeschlagen

[1]) Uns sind weitere Angaben über diesen Punkt nicht bekannt geworden, obwohl es nicht unmöglich ist, dass in der umfangreichen und schwer zu übersehenden malakozoologischen Litteratur solche existiren. v. Jhering theilt mit, dass er in Südamerika nie Unionidenlarven an Fischen vorfand.

hätte (No. 25). Die Brut findet sich bei den südamerikanischen Formen in den inneren Kiemen (im Gegensatz zu unseren einheimischen Unioniden, welche die Eier in den äusseren Kiemen tragen). Die Larven besitzen eine höchst eigenthümliche Form. Ihr Körper setzt sich aus drei Abschnitten zusammen: 1) einem mit Wimpern bedeckten kegelförmigen Vordertheil. 2) einem umfangreichen Mittelstück, in dessen Innerem Entodermelemente sowie zwei nierenförmige Gebilde (Byssusdrüsen?) zu erkennen sind, und dessen Dorsalseite von einem zarten Schalenhäutchen nur zum Theil bedeckt wird, 3) dem kurzen Schwanzende, welches sich gabelt und in Folge dessen mit zwei rundlichen Höckern endet, die mit hakenförmig gebogenen Borsten besetzt sind.

Ein sehr merkwürdiges Organ besitzen die Larven in einem sehr dünnen, aber breiten und flachen Bande, welches v. Jhering als Byssus bezeichnet. Dieses Band ist etwa in der Mitte des Körpers an der Ventralfläche befestigt, von wo aus es nach vorn zieht. Es ist etwas breiter als der Körper und übertrifft denselben 6—10 mal an Länge. Auch mit dem Vordertheil des Körpers soll es in Zusammenhang stehen.

Nach der nicht sehr eingehenden Darstellung, welche v. Jhering von der als „Lasidium" bezeichneten Larve gibt, und beim Fehlen jeglicher Angaben über die Entwicklungsweise dieser Larvenform, ist es vorläufig nicht möglich, dieselbe mit den völlig abweichend gebauten Unionidenlarven (Glochidien) oder den Larven anderer Lamellibranchier zu vergleichen.

C. Der Uebergang zum ausgebildeten Thier.

Schon sehr bald, am zweiten Tage nach dem Festsetzen, vollzieht sich die Rückbildung der nur zur Erlangung des Wirthes bestimmten Larvenorgane, nämlich des Klebfadens und der pinselförmigen Sinnesorgane. Gleichzeitig entsteht hinter diesen, in Rückbildung begriffenen Organen eine weite, grubenförmige Einsenkung der ventralen Fläche, welche die beiden, schon am Embryo vorhandenen, seitlichen Gruben in sich fasst (Fig. 566 *A* und *B*, *g*). An dieser Stelle erhebt sich nunmehr der Fuss in Form eines stumpfen Kegels. Er wächst bald ganz bedeutend. Gleichzeitig erhöhen sich die wallartigen Aussenränder der beiden seitlichen Gruben. Diese Erhebungen werden zur Anlage der Kiemen, welche zunächst in Form zweier geknöpfter Papillen aus ihnen hervorgehen (F. Schmidt).

Die Fig. 566 *C* zeigt die Kiemenanlage (*k*) in einem wenig späteren Stadium. Hier erscheint nunmehr auch der Fuss schon mächtig entwickelt. Er sowohl, wie die Kiemen, tragen Wimpern. Das hintere Wimperfeld des Embryos *(w)*, welches immer noch zu erkennen war, als der Fuss schon einen bedeutenden Umfang erreicht hatte, schwindet nunmehr. Von Larvenorganen wären noch die Schalenhäkchen und der grosse Schliessmuskel in's Auge zu fassen. Die ersteren bleiben vorläufig erhalten, wie überhaupt die Schale bis zum Abfallen der jungen Muschel vom Fisch die embryonale Gestalt bewahrt; ja, die Embryonalschale ist noch an der Schale des ausgebildeten Thieres nachzuweisen. An der dreiseitigen Embryonalschale wird die längere der beiden freien Seiten als dem Vorderende der Muschel entsprechend angesehen, und in dieser Lage liegt sie auch wirklich als kleines Höckerchen dem Wirbel der ausgebildeten Schale auf (Braun).

Was den mächtigen Schliessmuskel der Larve anbetrifft, so dürfte derselbe seiner Lage nach dem vorderen Schliessmuskel der marinen

Larven entsprechen. Derselbe stellt nach der Auffassung von Braun und F. Schmidt ein blosses Larvenorgan dar und gelangt später völlig zur Rückbildung, so dass die beiden Schliessmuskel der fertigen Muschel als Neubildungen anzusehen wären. Dementgegen steht die Angabe von Schierholz, wonach der Larvenmuskel nur theilweise zerfiele, zum Theil aber in den vorderen definitiven Schliessmuskel überginge. Dieses Verhalten würde mit der Thatsache übereinstimmen, dass bei verschiedenen Muscheln der vordere Schliessmuskel zuerst auftritt und längere Zeit als einziger vorhanden ist (vgl. pag. 945); jedoch wird von Braun gegenüber Schierholz die frühere Angabe aufrecht erhalten.

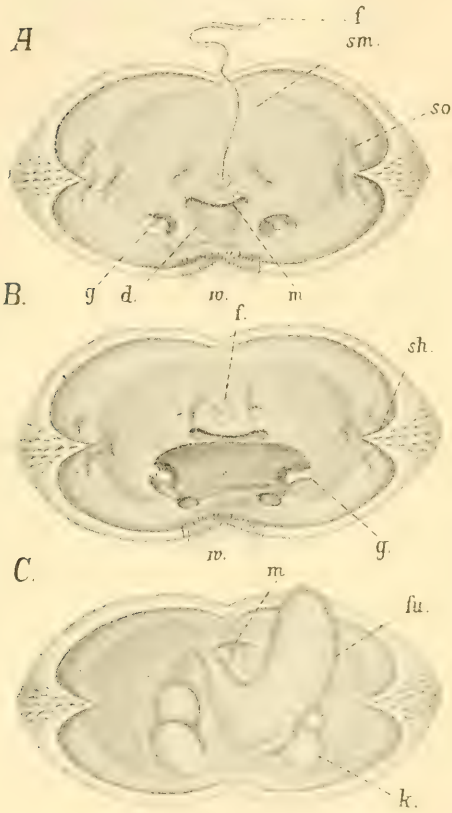


Fig. 566. *A—C* Larven von Anodonta (nach Schierholz).

d Anlage des Darmes, *f* Larvenfaden, *fu* Fuss, *g* seitliche Gruben, *k* Kiemen, *m* Mund, *sh* Schalenhaken, *sm* Schliessmuskel, *so* Sinnesorgane, *w* (anales) Wimperfeld.

Von den inneren Organen soll hier nur der Bildung des Darmkanales gedacht werden, da dieselbe ebenfalls von den äusseren Verhältnissen stark beeinflusst zu sein scheint. Der Urdarm hatte bereits früher die Continuität mit dem Ectoderm aufgegeben und lag demselben nur noch als ein allseitig geschlossenes Entodermsäckchen an. Dieser Zustand bleibt sehr lange erhalten; ein Nahrungsbedürfniss scheint also zunächst nicht vorhanden zu sein oder wird vielleicht auf die früher erwähnte Weise durch die pilzförmigen Wucherungen des Mantels befriedigt. Das wenig umfangreiche Entodermsäckchen wird jetzt in dem hinteren Theil der Larve gefunden, wo es ziemlich dicht dem Ectoderm anliegt. Gegen den hinteren Theil ist auch der mit einer Einstülpung verbundene Wulst gerückt, welcher von den Autoren als Mundschild angesprochen wird (Fig. 566 *A*). Die Mundschild- oder Mittelschildtasche der Autoren ist die Vorderdarmanlage; sie erscheint als querer Spalt (Fig. 566 *m*). Durch die Ausbildung des Fusses wird sie nach vorn gedrängt. Auch das Entodermsäckchen verlängert sich nach vorn hin und verschmilzt mit der ectodermalen Vorderdarmanlage. Am Hinterende, wo das Entodermsäckchen dem Ectoderm anliegt, erfolgt der Durchbruch des Afters, ohne dass eine Ectodermeinstülpung dort statthätte (F. Schmidt, Schierholz). Von dem Bildungs-

modus der übrigen Organe, soweit er Bemerkenswerthes darbietet, soll erst weiter unten gesprochen werden.

Wenn die junge Muschel den Fisch verlässt, führt sie äusserst lebhafte Bewegungen aus. Dies geschieht mit Hilfe ihres Fusses, der sich bis dahin wesentlich vervollkommnet hat. Er ist stark in die Länge gewachsen und hat sich knieförmig gebogen. An der Unterseite trägt er eine Rinne, welche auf die Anlage der Byssusdrüse zurückzuführen ist. Letztere entsteht ähnlich wie bei Cyclas in Form zweier Gruben hinten am Fusswulst. In Folge einer später stattfindenden Einstülpung kommen diese an den Grund einer trichterförmigen Grube zu liegen und letztere setzt sich nachher in jene Längsrinne fort. Aehnliche Bildungsverhältnisse, wie hier von den Unioniden und früher von Cyclas beschrieben wurden, zeigt auch die bleibende Byssusdrüse anderer Lamellibranchier.

6. Die Bildung der Organe. [1])

A. Die Schale.

Die Schale entsteht wie bei den Gastropoden als unpaares Gebilde durch eine Ausscheidung des Epithels der Schalendrüse (Fig. 554, 555, pag. 929 u. 933). Dieses anfängliche cuticulare Häutchen bleibt erhalten und geht über in das Periostracum (die Epicuticula) der ausgebildeten Schale. Die letztere entsteht durch Ausscheidung körniger Kalksubstanz, welche sich zunächst in zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Körpers gelegenen Complexen unter dem Schalenhäutchen anhäuft (Fig. 561 *A*, pag. 943) und durch stetig erfolgende Vergrösserung die Schalenklappen liefert. Dieselben wachsen gegen den Rücken hin, wo sie endlich zusammenstossen. In dieser Gegend liefert der zwischen den beiden aufeinander zu wachsenden Schalenklappen gelegene Theil des cuticularen Schalenhäutchens das Ligament der Schale (Ziegler, vgl. pag. 942). Die derart zu Stande gekommene Larvenschale, welche eine sehr einfache Structur zeigt, bleibt erhalten, wie bei Ostrea, den Unioniden und neuerdings auch bei einer Anzahl anderer Muscheln nachgewiesen wurde (Ryder, Jackson, Braun, Schierholz). Sie sitzt als winziger Höcker dem Wirbel der grossen Schalen auf, wenn dieser nicht, wie dies bei den Unioniden oft vorkommt, durch mechanische Eingriffe zerstört wurde.

Die Larvenschale zeigt gewöhnlich eine von der Form der ausgebildeten Schale differente, oft sogar eine weit abweichende Gestalt. Die Schale macht überhaupt während der Entwicklung eine starke Veränderung ihrer Form durch. Das jüngste Stadium der zweiklappigen Schale ist dadurch charakterisirt, dass sie am Rücken, wo später das Schloss zu liegen kommt, durch eine gerade Linie abgeschnitten erscheint. Es ist dies aus der Fig. 567 *A* und noch besser aus den Fig. 554—556 pag. 929 und 934 zu ersehen. Dieses Stadium (Fig. 555 *C*, pag. 933) folgt zunächst auf das unpaare Schalenhäutchen und ist aus diesem dadurch entstanden zu denken, dass sich dasselbe nach den Seiten hin umbog, wodurch am Rücken jene gerade Linie zu Stande kam. Später tritt die gerade Schlosslinie mehr

[1]) Von der Bildung der Organe ist hier nur insoweit die Rede, als dieselbe nicht schon früher berücksichtigt werden musste.

zurück, die Schale beginnt sich abzurunden und erscheint mehr gewölbt (Fig. 567 *B* u. 558, pag. 937), schliesslich treten auch die Wirbel hervor (Fig. 567 *C*). Eine derartige Formentwicklung der Schale scheint von vielen Muscheln durchlaufen zu werden, wie sich aus den Abbildungen Lovén's, Jackson's und anderer Autoren entnehmen lässt. Jackson (Nr. 22) beschreibt dieselbe besonders genau von der Auster (Fig. 567 *A—C*), und wir hatten selbst Gelegenheit, sie in sehr übereinstimmender Weise bei Dreissena zu beobachten (No. 27).

Es braucht kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, wie different bei den letztgenannten beiden Muscheln die Form der geschilderten Larvenschale von der ausgebildeten Schale ist, und noch mehr gilt dies z. B. für Pecten und die Aviculiden, welchen ebenfalls eine Larvenschale, ähnlich der in Fig. 567 *C* dargestellten, zukommt. Diese letztere wird überhaupt von einer grossen Anzahl von Muscheln durchlaufen („prodissoconch" von Jackson [1]). Jackson ist daher geneigt, diese Schalenform für eine besonders ursprüngliche zu halten. Mit dieser Ansicht lässt sich vereinigen, dass Nucula, welche in Folge anderer Merkmale als eine ursprüngliche Form angesehen werden darf, und welche bis in das untere Silur reicht, eine Schale aufweist, die jener Larvenschale ziemlich ähnlich gestaltet ist.

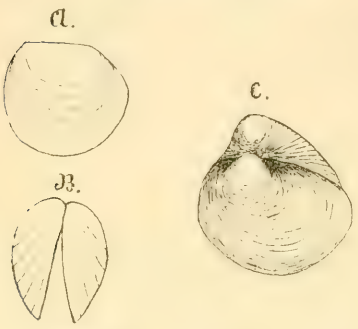


Fig. 567. *A* und *B* Frühe Stadien der Larvenschale von Ostrea edulis, von der Seite und von hinten gesehen, *C* etwas späteres Stadium („prodissoconch") der Larvenschale von Ostrea virginiana, schräg von der Seite (und vom Schlossrand) gesehen. Das betreffende Individuum war schon in der Festsetzung begriffen und mit der linken Schale leicht angeheftet (nach Jackson).

Das Wachsthum der embryonalen bezw. larvalen Schale erfolgt durch Abscheidung neuer Kalkmasse, welche sowohl an die Innenfläche, wie an den Rand der Schale angelagert wird. So kommt die lamellöse und zonäre Structur der Schale zu Stande. In späteren Altersstadien sind es besonders die peripheren Theile des Mantels, an denen die Wachsthumsprocesse vor sich gehen. Ein principieller Unterschied in Bezug auf die Bildungsweise der inneren (Perlmutter-) und äusseren (Prismen-)Schicht der Schale scheint nicht zu bestehen; beide können in einander übergehen. Die prismatische Structur der äusseren Schicht ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die anfangs rundlichen Kalkkörner durch den gegenseitigen Druck polygonale Gestalt annehmen. Eine genauere Kenntniss über Structur und Bildungsweise der Muschelschalen verdanken wir besonders den (an verschiedenen Objecten angestellten) Untersuchungen Tullberg's (No. 56), sowie den späteren Darstellungen von Ehrenbaum und F. Müller (No. 11 und 38).

Das Wachsthum des Periostracum erfolgt ebenfalls am Rande, wo dasselbe in eine feine Cuticula übergeht, welche dem (ectodermalen) Epithel des Mantelrandes aufliegt. Am peripheren Theil, wo die kalkige Schale endet, sind also noch dieselben Verhältnisse gegeben, wie sie in

[1]) Gegenüber der ausgebildeten zweiklappigen Schale („dissoconch") bezeichnet Jackson die gewölbte mit erhabenen Wirbeln ausgestattete Jugendform (Fig. 567 *C*) als „prodissoconch", weil sie der definitiven Schalenform vorauszugehen pflegt, wie oben gezeigt wurde.

der früheren embryonalen Zeit die ganze Schale darstellt; das Schalenhäutchen bedeckt als Cuticula das Mantelepithel. Ueberhaupt ist die gesammte Schale der Lamellibranchiaten als eine cuticulare Bildung aufzufassen. Sie liegt dem Körperepithel auf.

Wo eine Röhre vorhanden ist, in welcher die Muschel lebt, wie bei den Gastrochaeniden, wird dieselbe auf ähnliche Weise wie die Schale selbst abgeschieden und entsteht dadurch, dass sich der Mantel an seinen freien Rändern um die weit klaffenden Schalenklappen herumschlägt und so die Röhre zu bilden vermag (Sluiter, No. 53). Die Kalkröhre von Gastrochaena soll in ihrer Structur der Schale sehr ähnlich sein.

Zu erwähnen ist noch das Verhältniss der Muskeln zur Schale. Bekanntlich setzen sich die Schliessmuskeln an die Schale an und es ist von Interesse, wie sich dabei das Epithel verhält. Entweder muss dasselbe an den betreffenden Stellen eine Modification erleiden oder ganz zurückgebildet werden. Das letztere Verhalten ist von Ehrenbaum angenommen worden, welcher den Muskelzellen selbst die Fähigkeit der Secretion von Schalensubstanz zuschreibt (!). Die Schliessmuskeln, besonders der hintere, verändern mit dem Wachsthum der Muschel beträchtlich ihre Lage an der Schale. Es wird also an dem Ansatzpunkt der Muskeln eine Schalensubstanz producirt, die sogenannte durchsichtige Substanz, durch deren Vorhandensein an der Innenseite der Schalen der Weg bezeichnet wird, welchen der wandernde Muskel genommen hat. Dass diese Substanz aber von Muskelzellen abgeschieden wird, ist sehr unwahrscheinlich, und man wird daher lieber der älteren Angabe von Tullberg folgen, wonach auch zwischen Muskel und Schale nach Epithelzellen vorhanden sind, denen die Production jener Substanz obliegt.

B. Das Nervensystem.

Die Ganglien nehmen durchgängig als Verdickungen des Ectoderms ihren Ursprung, welche sich sodann durch Abspalten aus der Verbindung mit dem letzteren lösen. Die einzelnen Ganglien entstehen getrennt und verbinden sich erst nachher durch Commissuren.

Vom **Cerebralganglion** wurde schon berichtet, dass es bereits in der Trochophoralarve als Scheitelplatte angelegt ist (Fig. 555, pag. 933, 558, pag. 937). Diese besteht anfangs aus grossen, dichtgedrängten Zellen, welche sodann durch rege Theilung eine mehrschichtige Zellenplatte entstehen lassen. Von dieser hebt sich die oberste Lage ab, die in der Continuität des Körperepithels verbleibt, während die tiefer gelegene Zellenmasse in Form zweier Zellgruppen sich davon ablöst. Dies sind die beiden Hälften des Cerebralganglions, deren verbindende Commissur wohl in ähnlicher Weise durch Ablösung vom Ectoderm zu Stande kommt (so wahrscheinlich bei Cyclas nach Ziegler). Freilich wird für die Cerebralganglien der Unioniden eine getrennte Entstehung und secundäre Vereinigung durch eine Commissur angegeben (F. Schmidt), wie dies ähnlich auch für die Gastropoden beschrieben worden ist (pag. 1061). Bei Anodonta entstehen die beiden Ganglienhälften neben der Mundöffnung, getrennt durch das Stomodaeum; die Commissur zieht im Bogen um letzteres herum.

Die **Pedalganglien** schliessen sich bei Cyclas und den Unioniden nach den ziemlich übereinstimmenden Angaben von Ziegler und F. Schmidt,

mit denen sich wohl auch diejenigen von Schierholz vereinigen lassen, in ihrer Bildung der Byssusdrüse an. Kurz vor der Zeit, ehe die schon früher gebildete Einstülpung der paarigen Byssusdrüse vor sich geht (Fig. 559, pag. 940), löst sich an der Stelle, wo sie erfolgen soll, eine Anzahl von Zellen aus dem Verbande des Ectoderms. Dieselben bleiben zunächst unter dem Boden der Einstülpung liegen, trennen sich dann aber von dieser und rücken mehr nach vorn, indem sie sich gleichzeitig einander nähern (Fig. 561 *B*, pag. 943 und Fig. 571, pag. 968).

Bei Teredo entsteht das Pedalganglion (nach Hatschek) als Ectodermverdickung schon bevor die Bildung des Fusses beginnt (Fig. 558 *g*, pag. 937). Es nimmt zuerst einen grossen Theil der Bauchfläche ein, doch erscheint sein Umfang mit der Ablösung vom Ectoderm verhältnissmässig verringert. Während es sich ablöst, wird es vom Mesoderm umwachsen. Die Trennung in zwei Theile tritt zwar hier nicht so deutlich hervor, ist aber doch durch eine mediane Scheidelinie ausgedrückt. Hier sind also beide Ganglienhälften vom Anfang an mit einander verbunden. Wenn sich der Fuss an der Ventralseite der Larve erhebt und wächst, bleibt es an seiner Basis liegen.

Die Bildungsweise der **Visceralganglien** harmonirt völlig mit derjenigen der Cerebral- und Pedalganglien. Ihre Bildungsstätte liegt in der Furche zwischen Kieme und Körper, ungefähr am hinteren Ende des Fusses.

Die Cerebrovisceralcommissur nimmt ihren Ursprung dadurch, wie Ziegler glaubt, dass sich in der zwischen Kieme und Körper gelegenen Rinne, von dem Visceralganglion aus nach vorn fortschreitend, ein Zellenstrang aus der Verbindung des Ectoderms loslöst, welcher zur Commissur wird.

C. Die Sinnesorgane.

Die Augen. Von den einfach gebauten **Augen des Mantelrandes**, den sog. Invaginationen und den zusammengesetzten Augen, lässt sich mit Sicherheit sagen, dass sie durch eine nicht sehr weit fortschreitende Differenzirung des Mantelepithels entstanden sind.

Die Invaginationen, deren Augennatur überhaupt zweifelhaft ist, stellen sich als grubenförmige Einsenkungen des Epithels dar, in deren Zellen sich Pigment einlagert, während sich die Grube selbst mit einer secretähnlichen Masse (der vermeintlichen Linse) füllt.

Die zusammengesetzten Augen kommen dadurch zu Stande, dass sich das Mantelepithel an den betreffenden Stellen erheblich verdickt. Durch Ausbildung von Krystallkegeln und eines Cornea ähnlichen peripheren Theiles unterscheiden sich die Sinneszellen von den zwischenliegenden, pigmentführenden und Stützzellen. Die Sehzellen werden mit den Fasern eines zu dem Auge tretenden Nerven verbunden (Carrière, Patten, Rawitz).

Das so entstandene Auge zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit den zusammengesetzten Augen der Anneliden, wie sie in neuerer Zeit durch Andrews [1]) beschrieben wurden. Mit den zusammengesetzten Augen der Arthropoden können sie nicht wohl verglichen werden, weil diese einen

[1]) E. A. Andrews: Compound eyes of Annelids. Journal of Morphology Vol. V, 1891.

ungleich complicirteren Bau besitzen. Von Homologien kann selbstverständlich in beiden Fällen nicht die Rede sein.

Die Augen von Pecten. Die in ihrer Morphologie und Physiologie noch nicht völlig aufgeklärten Mantelaugen von Pecten wurden entwicklungsgeschichtlich durch Patten untersucht (No. 39), doch führten seine Studien nicht zu völlig befriedigenden Resultaten, so dass wir uns mit einer kurzen Andeutung derselben begnügen müssen.

Im Gegensatz zu den erstgenannten beiden Modificationen der Augen am Mantelrand der Lamellibranchier erweisen sich die Augen von Pecten

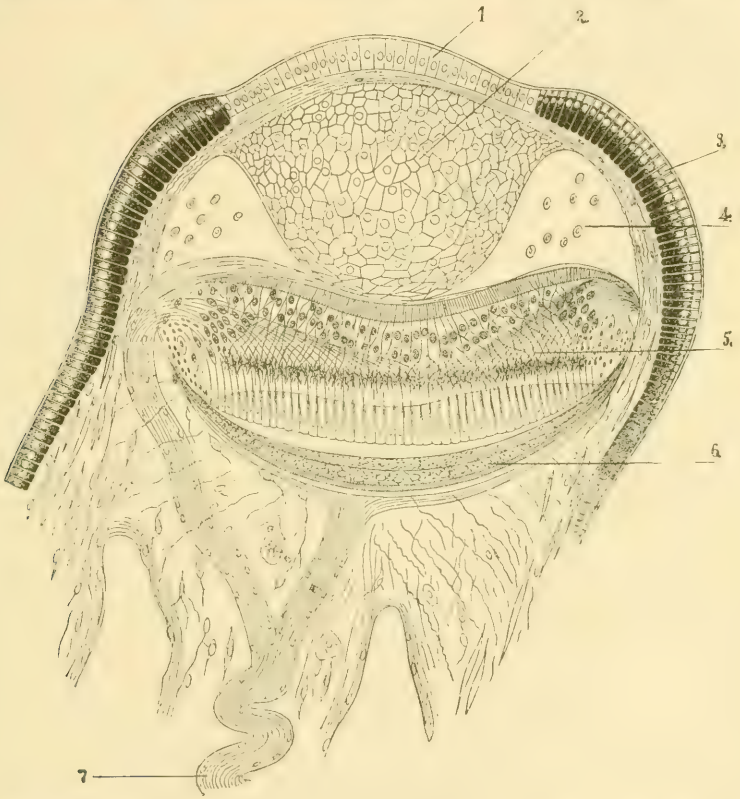


Fig. 568. Ein Schnitt durch ein Auge von Pecten (nach Patten aus Hatschek's Lehrbuch der Zoologie).

1 Cornea, *2* Linse, *3* äusseres Epithel, das an den Seiten pigmentirt ist, *4* Blutsinus in der Umgebung der Linse, *5* Retina, von welcher nach hinten die Stäbchen ausgehen und vor welcher die Ganglienzellenschicht liegt, *6* Pigmentschicht, vor welcher das Tapetum liegt, *7* Sehnerv.

als Organe von hoher Entwicklung (Fig. 568). Um die hauptsächlichen Bestandtheile des Pectenauges anzugeben, so sind dieselben eine Cornea (Pellucida), hinter der eine umfangreiche Linse liegt. Eine bis zur Pellucida hin pigmentirte Augenkapsel umgiebt das Ganze. Hinter der Linse liegt zunächst eine Ganglienzellenschicht, darauf folgt eine Schicht stäbchentragender Zellen (Retina), an welcher vor allem bemerkenswerth ist, dass die Stäbchen vom Licht ab und gegen die hintere Augenwand gerichtet sind. An dieser

letzteren liegt eine Pigmentzellenhaut an und davor das metallisch glänzende Tapetum. Die Innervirung ist eine doppelte und erfolgt durch einen Nerven (Fig. 568, 7), welcher einen Ast an den Grund des Auges und von hier aus direct zu den Sehzellen schickt, während der zweite Ast seitlich in das Auge eintritt, zunächst sich mit der Ganglienzellenschicht verbindet und erst durch deren Vermittelung mit den Sehzellen in Berührung tritt. Bezüglich der noch am Pectenauge zu beachtenden weiteren Complicationen muss auf die speciellen Arbeiten von Carrière, Bütschli, Patten und Rawitz verwiesen werden.

Entwicklungsgeschichtlich wurde von Patten festgestellt, dass die Augen am Mantelrand von Pecten als knötchenförmige Verdickungen des Ectoderms auftreten. Während sich diese Verdickung mehr erhebt und deutlich gegen die Umgebung absetzt, wuchert von ihr aus nach innen ein Ectodermzapfen hinein. Zugleich mit dem durch rege Zellvermehrung hervorgebrachten Wachsthum des ganzen Gebildes grenzt sich die nach innen gerichtete Ectodermmasse von dem äusseren Epithel ab, welcher Vorgang dadurch befördert wird, dass Bindegewebszellen zwischen die innere Ectodermmasse und das äussere Epithel hineinwuchern und zwischen beiden eine continuirliche Lage bilden. Aus dieser, d. h. also aus mesodermalen Elementen, soll nach Patten's Beobachtung die Linse gebildet werden, während jene innere Ectodermmasse die Hauptbestandtheile des Auges liefert. Wie die verschiedenen Lagen: Ganglienzellenschicht, Retina, Argentea, Tapetum u. s. f. daraus hervorgehen, wird zwar angegeben, doch sind diese schwierigen Fragen nicht zu genügender Klarheit gebracht.

Wichtig würde es vor Allem sein, über die Entstehungsweise der Stäbchen, sowie über ihre höchst charakteristische Lagerung Genaueres zu erfahren. Desgleichen bedarf das damit im Zusammenhang stehende Verhältniss der Innervirung einer weiteren Erklärung, welche ebensowohl wie jene von der Entwicklungsgeschichte des Organes erwartet werden darf. Die Lösung dieser Fragen scheint um so wünschenswerther, als das Auge von Pecten vorläufig noch unvermittelt den anderen Molluskenaugen gegenübersteht[1]). Bezüglich seiner morphologischen Auffassung möchten wir uns Bütschli (No. 7) anschliessen, welcher zeigte, wie die Pigmentzellenschicht der hinteren Augenwand in die Retina übergeht und dadurch im Auge eine geschlossene Blase gebildet wird, deren Vorderwand die Retina, deren Hinterwand jene Pigmenthaut bildet. Diese Blase ist durch Einstülpung und Abschnürung des Ectoderms entstanden zu denken, womit sich auch Patten's Beobachtung einer soliden Einwucherung vereinigen lässt. Auch die von Patten beschriebene Entstehung der Linse ausserhalb der Augenblase spricht für ein derartiges Verhalten, wenn wir auch nicht an einen mesodermalen Ursprung der Linse, sondern eher an einen zweiten Einstülpungsprocess wie beim Auge der Cephalopoden denken möchten. Die Entstehung der Linse ausserhalb der Augenblase ermöglicht es, dass deren vordere Wand zur Retina umgewandelt werden kann, was nicht möglich ist, wenn die Linse aus dieser Vorderwand selbst entsteht, wie es bei den Gastropoden und theilweise auch bei den Cephalopoden der Fall ist. Hieraus erklärt sich dann die Stellung der Stäbchen (Bütschli). Da dieselben

[1]) Aehnlich gebaute Augen wie Pecten besitzt Spondylus. Auch die auf den Rückenpapillen von Onchidium befindlichen Augen zeigen ähnliche Verhältnisse, indem auch bei ihnen die Stäbchen vom Licht abgewendet sind. Man hat hier also Gebilde von ähnlicher, complicirter Beschaffenheit vor sich, die auf ganz verschiedenem Wege entstanden sein müssen.

immer am freien Ende der Zellen entstehen, so werden sie nach vorn gerichtet sein, wenn die Hinterwand der Augenblase zur Retina umgewandelt wird (Gastropoden, Cephalopoden), nach hinten dagegen, wenn die Retina aus der Vorderwand der Blase hervorgeht. Letzteres dürfte ursprünglich bei Pecten der Fall gewesen sein.

Die **Otolithenblasen** entstehen bei Teredo und Anodonta in der Nähe der Pedalganglien als Einstülpungen des Ectoderms, welche sich sodann von diesem abschnüren und mit Otolith und Sinneshaaren versehen (Fig. 558 *ot*, pag. 937). Bei Cyclas liegen die Otolithenbläschen zu beiden Seiten des Embryos hinter dem lateralen Ende des Flimmerfeldes.

Die Spengel'schen Geruchsorgane und die abdominalen Sinnesorgane (Thiele) verrathen durch ihren ganzen Bau, dass sie durch blosse Differenzirung des Körperepithels entstanden sind.

D. Der Darmkanal.

Die Bildung des Darmkanales zeigt bei den einzelnen Formen dadurch gewisse Verschiedenheiten, dass sie durch deren Anpassung an die Lebensverhältnisse stark beeinflusst wird. So soll bei der Auster der Urdarm direct in den definitiven Darm übergehen, indem der Blastoporus offen bleibt, während bei Teredo und ebenso bei Cyclas und den Unioniden der Blastoporus zum Schluss kommt und ein echtes Stomodaeum gebildet wird. Dieses Verhalten und seine Beziehung zu den übrigen Entwicklungsvorgängen wurde bereits in den vorhergehenden Abschnitten besprochen (pag. 932). Aus der Ectodermeinstülpung geht der Oesophagus hervor; Magen und Leber sind entodermaler Natur. Der After scheint in der Mehrzahl der beobachteten Fälle durch directe Verschmelzung des Entoderms mit dem Ectoderm gebildet zu werden, so dass der hintere Theil des Darmes entodermaler Natur wäre; bei Teredo jedoch ist nach Hatschek's Beobachtung eine Enddarmeinstülpung vorhanden, und auch Voeltzkow beschreibt eine solche bei Entovalva (No. 57).

Die weitere Ausbildung des Darmes besteht in einem Längenwachsthum desselben, vermöge deren er sich in Windungen legt. Durch eine ringförmige Einschnürung setzt sich der Magen vom Darm ab. An ersterem entsteht schon im Trochophorastadium jederzeit eine taschenförmige Ausstülpung, die Anlage der Leber (Fig. 556, pag. 934), in welche jedenfalls die dotterreichen Reste der Makromeren übergehen (Fig. 558, pag. 937). An den beiden anfangs kugelförmigen Lebersäcken macht sich in der Larve eine eigenthümliche Erscheinung geltend, insofern sie rhytmische Bewegungen ausführen, die wohl auf die Wirkung von Mesodermzellen zurückzuführen sind, welche sich bereits der Entodermwand anlegten (Lovén, Ziegler). Die anfangs weiten Einmündungen der Leber in den Darm verengern sich später zu den Ausführungsgängen; Ausbuchtungen, welche an den Lebersäcken entstehen, markiren die einzelnen Lappen und Läppchen (Fig. 571 *l*, pag. 968).

Am Vorderdarm beschreibt Lovén bei Cardium eine kleine Ausstülpung der ventralen Wand, durch welche man unwillkürlich an die Zungen-

tasche der übrigen Mollusken erinnert wird, die den Muscheln bekanntlich fehlt. Man könnte dabei auch an den Krystallstiel der Muscheln denken, wenn dieser nicht eine entodermale Bildung darstellte. Die Tasche, welche den Krystallstiel enthält, gilt als eine Ausstülpung der Magenwand. Ihre Function ist überdies eine völlig andere als die der Gastropodenzunge, indem sie nach der neuesten Annahme ein Sekret ausscheidet (den Krystallstiel), welches zur Umhüllung fester Nahrungskörper und dadurch zum Schutz der Darmwand dient (Th. Barrois). Entwicklungsgeschichtliche Angaben über die Bildung der Krystallstieltasche sind uns nicht bekannt geworden.

Die Muskel- und Bindegewebsschicht, welche die Aussenwand des Darmes bildet, wird jedenfalls von den in der primären Leibeshöhle vertheilten Mesodermzellen geliefert, welche sich dem Ento- resp. Ectoderm anlegten.

E. Die Kiemen.

Die Bildung der Kiemen verläuft bei denjenigen Formen, von denen sie bisher bekannt geworden ist, auf zweierlei verschiedene Weise, und zwar lassen sich die beiden Bildungsarten in Bezug auf ihre ersten Stadien nicht recht vereinigen. Der eine Modus, welchen wir bereits bei Teredo und Cyclas kennen lernten (pag. 941 und 943), besteht darin, dass zwischen dem Fuss und der Mantelfalte eine der letzteren ganz ähnliche Falte auftritt, deren Bildung von hinten nach vorn fortschreitet. Indem die äussere und die innere Lamelle dieser Falten furchenförmige Einsenkungen bilden, welche vertial zur Längsaxe der Falten gerichtet sind und sich über deren ganze Breite erstrecken, kommen durch Verschmelzung dieser beiderseitigen Einsenkungen und Durchbrechung der Lamellen an dieser Stelle Spalten zu Stande, welche vom freien Rande der Falten gegen deren Basis einschneiden (Fig. 571, pag. 968). Die Kieme besteht jetzt aus einer Reihe hinter einander gelegener Lappen, deren Grösse von vorn nach hinten abnimmt.

Der andere Modus der Kiemenbildung, welcher bei Mytilus, Dreissena, Ostrea (und ähnlich bei den Unioniden) beobachtet wurde[1]), besteht darin, dass in der Tiefe der Mantelhöhle, bezw. zwischen Mantel und Fuss, wenn der letztere schon gebildet ist, jederseits eine Papille auftritt, an welche sich dann nach hinten weitere anschliessen (Fig. 566 *C*). So kommt von vorn nach hinten fortschreitend eine ganze Reihe von Papillen zu Stande. Diese Papillen geben, indem sie sich mit einander vereinigen, zur Bildung des inneren Kiemenblattes Veranlassung, während das äussere Blatt durch eine ähnliche, aber etwas später entstehende Reihe von Papillen geliefert wird.

[1]) Auch die Beobachtungen Lovén's an Montacuta und anderen Formen dürften derartig zu deuten sein. Jedenfalls entstehen auch die fadenförmig bleibenden Kiemen von Pecten als Papillen (Jackson), desgleichen giebt Ray Lankester von Pisidium an, dass die Kiemen dieser Muschel in Form von Papillen angelegt würden; freilich erscheinen diese zuerst nur als leichte Ausbuchtungen einer Art von Leiste, wie die Abbildungen erkennen lassen. In Folge dessen ist man geneigt, an das Verhalten der nahe verwandten Cyclas zu denken, bei welcher ebenfalls papillenähnliche Gebilde durch Spaltung eines Blattes als Anlagen der Kiemen gefunden werden. Immerhin ist es leicht möglich, dass die Kiemenbildung bei Pisidium den ursprünglichen Verhältnissen noch etwas näher steht.

Die weitere Ausbildung der Kiemen ist von Lacaze-Duthiers an einer solchen Form studirt worden, bei welcher sich dieselbe in Gestalt von Papillen anlegt, nämlich an Mytilus edulis (No. 28). Neuerdings hat auch Jackson die Kiemenbildung bei Ostrea untersucht und ist im Ganzen zu denselben Resultaten gekommen wie Lacaze-Duthiers (No. 22).

Die Bildung des inneren Kiemenblattes aus den getrennten Papillen verläuft so, dass sich zunächst die Anzahl derselben vermehrt, indem hinten immer neue hervorsprossen. Die Papillen erscheinen an ihrem freien Ende knopfförmig verdickt (Fig. 569 *A*). Eine fortschreitende Verbreiterung dieses Endes führt dann zur Vereinigung der Papillen, so dass man jetzt die Papillenreihe als eine mit parallelen Spalten versehene Membran auffassen kann, welche die Anlage des inneren Kiemenblattes repräsentirt. Nun besteht aber bei den meisten Muscheln jedes Kiemenblatt aus zwei Lamellen. Diese zweite Lamelle kommt dadurch

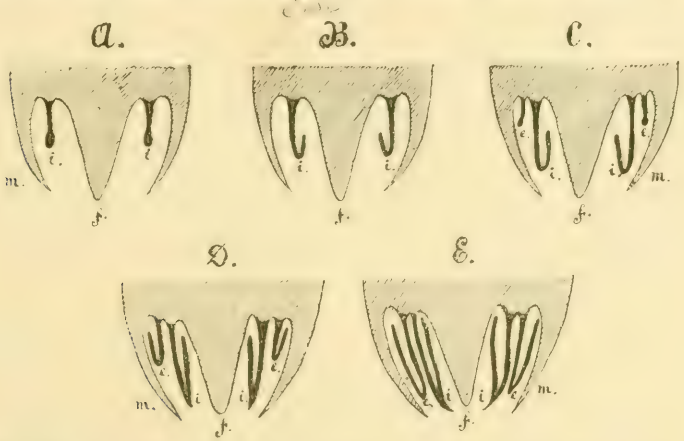


Fig. 569. *A—E* Schematische Darstellung der Kiemenentwicklung bei einem mit zwei Kiemenblättern jederseits versehenen Lamellibranchiaten.
i inneres, *e* äusseres Kiemenblatt, *f* Fuss, *m* Mantel.

zu Stande, dass der freie Rand der durch Verwachsung der Papillen gebildeten Lamelle sich nach innen umschlägt (Fig. 569 *B*) und parallel mit der (nun äusseren) Lamelle gegen ihre Basis vorwächst. Die so gebildete innere Lamelle des inneren Kiemenblattes stellt anfangs eine undurchbrochene Membran dar; die Spalten treten erst in ihr auf, wenn sie etwas grössere Ausdehnung erlangt hat.

Das äussere Kiemenblatt legt sich an der Basis und an der hinteren Hälfte des inneren an, wenn dieses ungefähr aus zwanzig Papillen zusammengesetzt wird und seine innere Lamelle zum Theil schon gebildet ist (Fig. 569 *C*). Im ganzen verläuft die Bildung des äusseren Blattes in entsprechender Weise, nur sollen hier sowohl nach vorn, wie nach hinten neue Papillen entstehen, und das Blatt schlägt sich behufs Bildung der zweiten Lamelle nicht nach innen, sondern nach aussen um (Fig. 569 *D*). Die Verwachsung des freien Randes der inneren Lamelle, des inneren Blattes und der äusseren Lamelle, des äusseren Blattes mit der Körperhaut geht in später Zeit vor sich und erreicht bekanntlich bei den verschiedenen Muscheln sehr verschiedene Ausdehnung.

Bei Mytilus wie bei verschiedenen anderen Lamellibranchiaten (z. B. Pecten, Arca bestehen die Kiemen aus einzelnen, allerdings ganz

ähnlich den Kiemenblättern anderer Muscheln angeordneten Fäden. Dieselben biegen sich (bei der inneren Kieme) nach innen oder (bei der äusseren Kieme) nach aussen um (Fig. 569 *E*). Die Kieme zeigt auch hier im Querschnitt die Form eines W, wie dies bei den Kiemenblättern desgleichen der Fall ist. Das freie Ende der Fäden erscheint durch eine continuierliche Querbrücke verbunden. Diese letztere ist als die weiter vorgerückte Querbrücke aufzufassen, welche bei der Kiemenentwicklung die freien Enden der Papillen verbindet. Die Papillen selbst entsprechen den Fäden der ausgebildeten Kieme. Da auch bei Mytilus die durch Umbiegung entstehende Parthie der Kiemen anfangs eine Lamelle darstellt (vgl. die obige Schilderung der Kiemenentwicklung) und die Spalten erst secundär darin auftreten, so durchläuft die Mytilus-Kieme in den späteren Stadien einen ähnlichen Zustand, wie er bei den blattförmig sich anlegenden Kiemen anderer Muscheln (Cyclas, Teredo) in einer mehr extremen Form vorhanden ist. Es ist daher mit Schwierigkeit verbunden, den späteren fädigen Zustand der Kieme als einen ganz ursprünglichen aufzufassen, wie dies vielfach geschieht, umsomehr als die aus einzelnen Fäden bestehenden Kiemen von Mytilus, Pecten etc. in ihrer Totalität das Bild eines Kiemenblattes mit der absteigenden und aufsteigenden umgebogenen (reflectirten) Lamelle gewähren und die Fäden überdies durch feine Verbindungsbrücken zusammengehalten werden. Wo es sich demnach um derartig gestaltete Kiemen handelt, welche aus einzelnen auf sich selbst zurückgebogenen Fäden gebildet werden, liegt die Vermuthung nahe, diese Fäden möchten durch eine an den Kiemenblättern sich secundär vollziehende Sonderung der verticalen Leisten zu Stande gekommen sein (vgl. auch pag. 966).

Es scheint, dass die Papillen den Leisten der ausgebildeten Kieme und die Spalten den Lückenräumen zwischen denselben entsprechen. Dann müsste der Zuwachs an Leisten von den Enden der Kiemen aus vor sich gehen. — Die definitive Kieme der Lamellibranchiaten ist zumeist weit complicirter gebaut, als dem Bildungszustand entspricht, bis zu welchem wir sie verfolgten. Sowohl zwischen den Leisten jeder Lamelle, wie auch zwischen denen der beiden Lamellen eines Kiemenblattes entstehen verbindende Zellstränge, so dass die Blätter durch Längsbrücken und durch quere Septen gefestigt werden. Einwuchernde Mesodermzellen liefern wohl das Bindegewebe, die Blutgefässe und die Skeletstäbe, welche die complicirter gebauten Kiemen stützen, wie sie der grösseren Zahl der Muscheln zukommen.

In den Fällen, in welchen wie bei Cyclas die Anlage der Kieme blattförmig ist und erst durch Einschnitte in hinter einander liegende Lappen zerfällt, ist wohl anzunehmen, dass diese sich später wie die Papillen zur Bildung des Kiemenblattes vereinigen.

Vergleicht man die Entstehungsweise der Kieme, wie sie einerseits bei Teredo und Cyclas und andererseits bei Mytilus etc. auftritt, so könnte man anfangs geneigt sein, den ersteren Modus für den ursprünglicheren zu halten, indem die Blattbildung der Papillenbildung vorausgeht. Die Kieme legt sich als Blatt an und zerfällt erst nachträglich durch Einschnitte in einzelne Lappen, welche so angeordnet sind, wie im anderen Falle die Papillen. Diese Auffassung, welche sich aus der Entwicklungsgeschichte einiger wenigen und noch dazu abgeleiteten Formen wie Teredo und Cyclas ergiebt, ist aber keineswegs mit den morphologischen Verhältnissen der ausgebildeten Kiemen bei den verschiedenen Lamellibranchiaten zu vereinigen. Dieselben weisen vielmehr darauf hin, dass die Entstehung der Kiemen in Form von Papillen

den ursprünglichen Zustand darstellt. Dies entspricht auch durchaus dem Verhalten der übrigen Mollusken.

Leider ist über die Bildungsweise der Kiemen noch sehr wenig bekannt, wenn wir uns aber an die, wie es scheint, ziemlich genau studirte Entwicklung derselben bei Mytilus und Ostrea halten, so finden wir die einzelnen ontogenetischen Stadien auch in der Gestaltung der Kieme bei den ausgebildeten Lamellibranchiern vertreten. Bei Dimya besteht nach Dall die Kieme jederseits aus nur einer Reihe von Kiemenfäden (Fig. 570 *B*) und bei Amusium Dalli (wie es scheint, auch bei Arca ectocomata) sind jederseits zwei solcher Reihen vorhanden (Fig. 570 *C*)[1]). Die Kiemenfäden sind nicht mit einander verbunden und repräsentiren also das ontogenetische Stadium von einer oder zwei Papillenreihen. Die Fortentwicklung der Kiemen kann man sich so vorstellen, dass die freien Enden der Kiemenfäden sich mit einander verbinden, etwa so, wie dies in der Ontogenie von Mytilus

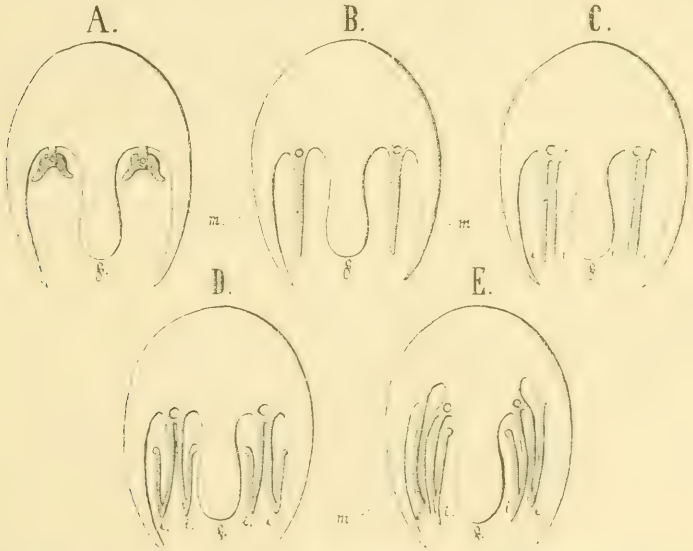


Fig. 570. *A—E* Schema zur Veranschaulichung der Kiemenstellung bei den Lamellibranchiern. *A* Yoldia, *B* Dimya, *C* Amusium dalli, *D* Arca noae, *E* Anodonta.
f Fuss, *m* Mantel, *i* inneres, *e* äusseres Kiemenblatt.

der Fall ist (vgl. pag. 963). Auf diese Weise entstand aus der Reihe von Kiemenfäden das Kiemenblatt. Das Kiemenblatt bog sich sodann, als ein Bedürfniss nach Oberflächenvergrösserung desselben vorhanden, ein weiteres Auswachsen in gerader Richtung jedoch wegen Platzmangels in der Schale nicht möglich war, auf sich selbst zurück (Fig. 569 *B—E*). Dadurch kam die aufsteigende (umgebogene) Lamelle der Kiemenblätter zu Stande. Diese konnte schliesslich wieder mit dem Körper verschmelzen, wie dies z. B. bei

[1]) Wir stützen uns hierbei auf die von Pelseneer, Dall und Mitsukuri gegebenen Darstellungen von den morphologischen Verhältnissen der Lamellibranchierkiemen. Inwieweit es sich dabei um ursprüngliche Zustände oder etwaige Rückbildungserscheinungen handelt, denn auch solche kommen augenscheinlich vor und haben eine Reduction der Kiemenblätter zur Folge, kann hier nicht entschieden werden.

der aufsteigenden Lamelle des äusseren Kiemenblattes der Unioniden der Fall ist (Fig. 570 *E*).

Man hat verschiedentlich die Kiemenform, welche aus einzelnen Fäden besteht, die auf sich selbst zurückgebogen sind und dadurch schon die beiden Lamellen des späteren Kiemenblattes andeuten (Fig. 570 *D*) für eine recht ursprüngliche gehalten und sie an die Kiemen mit zwei geraden Fädenreihen angeschlossen. Solche Kiemen besitzen z. B. Trigonia (nach Pelseneer) und Arca noae, welche man für eine sehr alte Form halten darf. Durch Vereinigung dieser umgebogenen Fäden dachte man sich das nunmehr aus zwei Lamellen bestehende Kiemenblatt entstanden. Uns scheint das Umbiegen der einzelnen Fäden und deren regelmässige, beinahe blattförmige Anordnung, wie man sie an den Kiemen von Pecten, Mytilus und selbst noch bei Arca beobachten kann, recht schwer erklärbar. Wenn isolirte Fäden behufs Vergrösserung ihrer Oberfläche in die Länge wachsen, so ist es nicht wahrscheinlich, dass sie eine so regelmässige Anordnung erhalten, selbst wenn man ihre Aufstellung in einer Reihe, den beschränkten Innenraum der Muschelschale und die Circulationsverhältnisse des Wassers in Betracht zieht. Wir halten es daher nicht für unberechtigt, für diejenigen Muschelkiemen, welche bei fädigem Bau eine so regelmässige blattförmige Gestaltung zeigen, an einen secundären Zerfall einer aus zwei Lamellen bestehenden Kieme zu denken, worauf schon oben (pag. 964) hingedeutet wurde. Freilich vermag erst eine umfassende Untersuchung nicht nur der Kiemen selbst, sondern auch des ganzen Baues der als Uebergangsformen anzusehenden Muscheln eine genügende Aufklärung dieser schwierigen Verhältnisse zu geben.

Wenn es sich darum handelt, die ursprünglichste Form der Lamellibranchiatenkieme festzustellen, so möchte man dieselbe für eine Leiste mit zwei Reihen von Kiemenfäden halten. An Stelle der Fäden dürften ursprünglich Blättchen vorhanden gewesen sein, welche sich mit ihrer Fläche vertical zu der Leiste stellen, wie dies bleibend bei den Kiemen von Nucula und Yoldia der Fall ist (Fig. 570 *A*, Mitsukuri). In Uebereinstimmung mit der Gestaltung der Kiemen bei den Gastropoden könnte man dieses letztere Verhalten für das ursprüngliche ansehen. Es unterscheidet sich übrigens nicht wesentlich von dem der Papillen, indem die Blättchen durchaus den noch nicht umgebogenen Papillen entsprechen.

Durch Streckung und Verschmälerung der Blättchen entstanden die Fäden. Eine derartige ursprüngliche Kieme, wie sie z. B. Nucula besitzt, ist ohne Weiteres der zweireihigen Kieme der niedersten Gastropoden an die Seite zu stellen. Diese letztere Auffassung der Lamellibranchiatenkieme, welche grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, wurde bereits vor Jahren von Leuckart vertreten (No. 30) und verschaffte sich in letzter Zeit mit Recht allgemeinere Geltung (Pelseneer No. 40 und 41, Ménégaux No. 35). Freilich scheint mit ihr die entwicklungsgeschichtliche Thatsache wenig zu harmoniren, dass zuerst die eine (innere) und weit später erst die andere (äussere) Reihe von Papillen entsteht. Man möchte bei der Zurückführung der Kieme auf jene ursprüngliche Form erwarten, dass beide Papillenreihen ungefähr gleichzeitig ihre Entstehung nehmen.

Was nun zuletzt die Entstehung der Kiemen in Form eines Blattes betrifft (Teredo, Cyclas), so würde man dieses nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse noch am ehesten jener Leiste vergleichen können, welche die Kiemenfäden (Papillen) aus sich hervorgehen lässt. Man müsste dazu freilich noch die Bildungsweise des bei jenen Formen vorhandenen zweiten Kiemenblattes genauer kennen. Eine zu hohe Bedeutung darf man dem Modus der

Kiemenbildung von Teredo und Cyclas deshalb nicht zuschreiben, weil man in ihnen, wie schon erwähnt, abgeleitete und hoch differenzirte Formen des Lamellibranchiatentypus vor sich hat, und weil bei dem nahe verwandten Pisidium die blattförmige Anlage der Kiemen viel weniger deutlich hervorzutreten scheint (nach Ray Lankester's Angaben wenigstens). Eine Klärung dieser nicht recht mit einander zu vereinigenden Verhältnisse der Kiemenbildung wäre sehr wünschenswerth. Bisher scheint Vieles darauf hinzuweisen, dass in der Entwicklung der Kiemen bei den Lamellibranchiern stark abgeänderte Zustände eingetreten sind, welche Schlüsse auf die ursprüngliche Beschaffenheit derselben sehr erschweren.

F. Die Leibeshöhle, das Blutgefässsystem und die Niere.

Leibeshöhle, Blutgefässsystem und Niere stehen bezüglich ihrer Bildung in so engem Zusammenhang, dass sie am besten mit einander abgehandelt werden. Untersuchungen über diese Punkte sind an den Unioniden und Cyclas angestellt worden, doch sind für uns nur die an der letzteren Form gewonnenen Resultate verwendbar. Sie rühren zum Theil bereits von Leydig, Stepanoff, Ganin, v. Jhering her, sind aber in neuerer Zeit von Ziegler weiter ausgeführt und in eingehender Weise dargestellt worden. Freilich ist auch dadurch die Geschichte der mesodermalen Gebilde für Cyclas und die Lamellibranchier noch nicht erledigt, wie aus dem Folgenden zu ersehen ist.

Die erste Anlage der genannten mesodermalen Gebilde fällt in die Zeit, wenn der Embryo infolge starken Auswachsens des Fusses und Bildung der Mantelfalte das Trochophora-Stadium überschreitet, ein Stadium also, welches zwischen die Fig. 559 und Fig. 561 *A* fallen würde.

In der Trochophora liegt beiderseits vom Darm eine compacte Masse von Mesodermzellen (Fig. 559 *mes*), welche Ziegler als Mesodermstreifen anspricht. Darin bildet sich am Vorderende ein Hohlraum, der bald durch regelmässige epithelartige Anordnung der Zellen die Form eines Bläschens annimmt. Dies ist die Anlage des Pericardiums. Auf jeder Seite ist ein solches Pericardialbläschen vorhanden.

Die Entstehung der beiden Pericardialbläschen aus der bilateralen Mesodermanlage zeigt so grosse Uebereinstimmung mit der Bildung der Ursegmente bei den Anneliden und Arthropoden, dass man die Pericardialbläschen für Cölomsäcke und ihre Höhlung für die secundäre Leibeshöhle halten muss. Das Cölom erreicht hier freilich in der Folge nur sehr geringen Umfang und die definitive Leibeshöhle, welche die Organe beherbergt, entsteht ausserhalb derselben als Pseudocöl. Für die Auffassung der Pericardialsäcke als Cölom spricht vor Allem, dass auch die Niere zu ihrer Höhlung dieselben Beziehungen zeigt (Fig. 572) wie die Nephridien der Anneliden zur Segmenthöhle (secundären Leibeshöhle). Dieses Verhalten kommt schon sehr bald im Embryo von Cyclas zum Ausdruck.

Die Niere (Bojanus'sches Organ). Hinter dem Pericardialbläschen gruppiren sich die Mesodermzellen bald in Form eines Schlauches, dessen Lumen mit der Höhlung des Pericardialbläschens communicirt. Dieser Schlauch, der erst nach oben verläuft, um dann wieder nach unten umzubiegen, ist die Anlage des Bojanus'schen Organes (Fig.

561 *A*, *n*, pag. 943). Sein oberes Ende, welches in das Pericardialbläschen mündet (Fig. 561, 572), ist mit Flimmerhaaren ausgekleidet. Die hierdurch gegebene Uebereinstimmung der Bojanus'schen Organe mit einem Paar Nephridien wird später noch erhöht, wenn das untere Ende des Kanales mit dem Ectoderm verschmilzt und so die Mündung nach aussen hergestellt ist (Fig. 571, $n_{\prime\prime}$).

Aus der Darstellung von Ziegler geht nicht sicher hervor, ob die Bildung des Ausführungsganges direct durch Verschmelzung des unteren Endes der Nierenanlage mit dem Ectoderm erfolgt, oder ob sich eine Einstülpung des Ectoderms daran betheiligt. Im Ganzen sprechen Ziegler's Befunde mehr für das erste Verhalten, welches auch mit der Bildungsweise der Nephridien bei den Anneliden zusammenstimmt, wie sie von Bergh dargestellt wird.[1]) Da aber bei den Gastropoden, wie später gezeigt werden soll und wohl auch bei manchen Anneliden (pag. 197) eine recht umfangreiche Ectoderm-

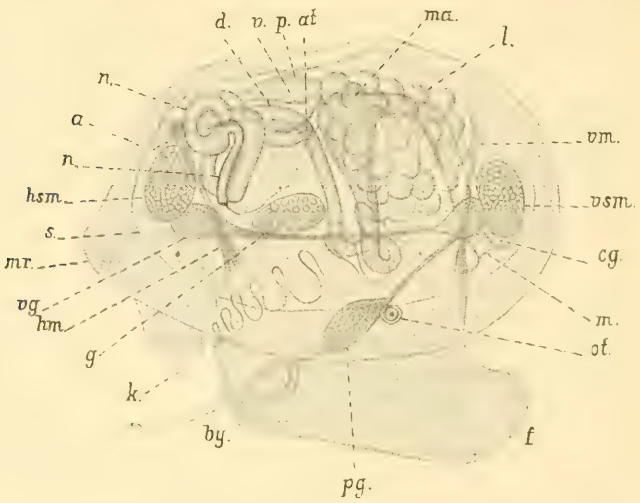


Fig. 571. Embryo von Cyclas cornea (nach Figuren von E. Ziegler combinirt).

a After, *at* Atrium des Herzens, *by* Byssusfaden und -drüse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fuss, *g* Genitalanlage, *hm* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *hsm* hinterer Schliessmuskel, *k* Kieme, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *mr* Mantelrand, $n_{\prime}$ und $n_{\prime\prime}$ Niere, *ot* Otolithenbläschen, *p* Pericardium, *pg* Pedalganglion, *s* Schale, *v* Ventrikel des Herzens, *vg* Visceralganglion, *vm* vorderer Rückziehmuskel des Fusses, *vsm* vorderer Schliessmuskel.

einstülpung an der Bildung der Nephridien Theil nimmt, so muss diese Frage hier zunächst unentschieden bleiben.

Die Angaben, welche über die Entstehung der Nieren als blosse Einstülpungen des Ectoderms gemacht wurden (Ray Lankester, Ganin), sind als überwunden zu betrachten, zumal die morphologische Uebereinstimmung der Organe mit den Nephridien der Anneliden auf eine entsprechende Bildungsweise hin-

[1]) R. S. Bergh: Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890.

deutet. Freilich sollte man eine noch nähere Beziehung der sich bildenden Nephridien zu den Cölomsäcken erwarten. Wir werden eine solche von den Gastropoden kennen lernen.

Die weitere Ausbildung der Niere erfolgt zunächst in der Weise, dass sich der Schlauch in mehrere Windungen legt (Fig. 561 *A*, pag. 943 und 571). Es lassen sich dann an ihm drei Abschnitte unterscheiden: ein kurzer flimmernder, ein langer drüsiger und ein ausführender Abschnitt. Der letztere, welcher beim Embryo keine Flimmerung zeigt, erhält eine solche, wenn später der Ausführungsgang der Genitalorgane in sein Ende einmündet und dieses damit die Leitung der Geschlechtszellen übernimmt.

Die drei Abschnitte der embryonalen Nieren sind dieselben, welche sich auch beim ausgebildeten Organ unterscheiden lassen, nur findet noch eine weitere Modification insofern statt, als der mittlere Abschnitt sich in mehrere Windungen legt. Er entspricht dem Nierensack sowie der Nierenschleife bei den Unioniden und stellt den eigentlichen secernirenden Theil der Niere dar. Bei anderen Muscheln, so bei den Unioniden, zeigt sich der mittlere Abschnitt nicht so stark gewunden, wie bei Cyclas, sondern die Oberflächenvergrösserung des secernirenden Theiles wird hauptsächlich durch Faltenbildung im Innern bewerkstelligt. Bei den ursprünglichen Formen (Nucula, Solenomya) bewahrt die Niere die Form eines nur wenig gewundenen Schlauches ohne bedeutende Oberflächenvergrösserung der Innenwand.

Wenn sich der Körper mehr in die Länge streckt, wie es bei den Unioniden der Fall ist, dann nimmt mit der Längsstreckung der Kiemen auch das Bojanus'sche Organ eine etwas andere Lage an. Seine ursprüngliche Lage zwischen dem Pericardium und dem hinteren Schliessmuskel, welche man bei den Embryonen von Cyclas beobachtet (Fig. 571) und welche es bei den gedrungeneren Formen, so z. B. bei Pecten und Cardium, im ausgebildeten Zustande beibehält, wird insofern modificirt, als es sich unter dem Herzbeutel bis ziemlich zum Vorderende des Ventrikels ausdehnt. Seine Oeffnung in den Herzbeutel liegt dann in dieser Gegend. Von hier verläuft der Nierenschlauch bis zum hinteren Schliessmuskel; dort biegt das Organ noch oben um in die Nierenschleife, welche aus drei hintereinander liegenden Kammern gebildet wird (Rankin). Diese sowohl wie der Nierenschlauch sind reich mit weit vorspringenden Falten der Wandung versehen. Von der letzten Kammer der Nierenschleife aus verläuft der Nierengang parallel mit dem Nierenschlauch und über demselben wieder nach vorn. Gegen das Vorderende hin findet eine Vereinigung der beiderseitigen Nierengänge statt. Kurz vor dem blinden vorderen Ende jedes Nierenganges leitet ein kurzer Ureter nach aussen. Die äussere Mündung liegt an der Basis der inneren Kieme.

Von der Ontogenie der Unionidenniere ist nur so viel bekannt, dass sie ebenfalls in Form zweier Schläuche aus dem Mesodermgewebe an der Basis der Kiemenanlage entsteht (F. Schmidt). Diese Schläuche legen sich wie bei Cyclas in mehrere Windungen und dehnen sich wohl später in der vom ausgebildeten Thier beschriebenen Weise unterhalb des Pericardiums aus. In der Nähe der Nierenanlage, ebenfalls an der Basis der Kieme, entsteht auch das Pericardium durch Aushöhlung der Mesodermmasse und tritt wohl also auch hier schon frühzeitig mit der Niere in Verbindung.

Die Bildung des Herzens. Bei Verfolgung der Ausbildung des Bojanus'schen Organes liessen wir die Pericardialbläschen vorläufig ausser

Betracht, obwohl auch ihre Gestaltung wesentliche Modificationen durchgemacht hat. Nachdem sich die Bläschen ein wenig in die Länge gestreckt haben, erfahren sie eine theilweise Einschnürung dadurch, dass sich die nach aussen gerichtete Wand gegen die innere einstülpt (Fig. 572 *A*, *p*). Dies bringt zunächst den Eindruck hervor, als ob jedes Bläschen in zwei zerlegt würde, doch ist dies nicht der Fall, da die Einstülpung nicht über die ganze Breite des Bläschens reicht. In der hinteren Wand der unteren Abtheilung erkennt man die Einmündung der Niere (Fig. 572 *A*, *n*). Sodann wachsen die Pericardialbläschen über dem Darm, zu dessen beiden Seiten sie vorher lagen, median zusammen, und in ganz derselben Weise erfolgt ihre Vereinigung auch unterhalb, d. h. ventral vom Darm (Fig. 572 *A*—*C*). Die mesodermale Bekleidung des letzteren war jedenfalls schon vorher durch die in der primären Leibeshöhle vertheilten Mesodermzellen geliefert worden.

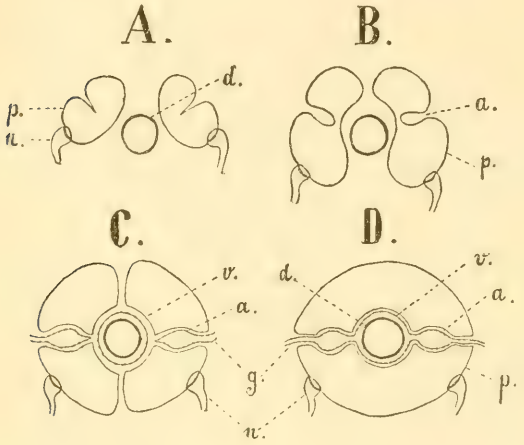


Fig. 572. *A*—*D* Schema von der Bildung des Herzens bei Cyclas (nach Ziegler's Darstellung entworfen).

a Atrium (in *B* die Pericardialeinstülpung, welche zur Bildung desselben führt), *d* Darm, *g* in die Atrien mündende Gefässe, *n* Nierentrichter, *p* Pericardium, *v* Ventrikel.

Der (nach Ziegler's Darstellung) geschilderte Vorgang der Umwachsung des Darmes durch die Pericardialbläschen und die Vereinigung derselben erinnert in auffälliger Weise an das Zusammentreten zweier Ursegmente zur Bildung der Segmenthöhle bei den Anneliden (vgl. pag. 192). Auf die Beziehung der Nieren (Nephridien) zur Pericardialhöhle wurde oben bereits aufmerksam gemacht. — Die in Berührung tretenden Wände der Pericardialbläschen, welche bei Fortführung des Vergleiches den Mesenterien des Darmes gleichzusetzen wären, scheinen völlig zurückgebildet zu werden, so dass die Höhlungen beider Pericardialbläschen zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammenfliessen. Die sogleich zu schildernde Bildung des Herzens geht ausserhalb dieses Raumes, d. h. ausserhalb der secundären und in der primären Leibeshöhle vor sich. Dies würde ebenfalls mit dem Verhalten der Anneliden zusammenstimmen, bei denen das Rückengefäss zwischen dem splanchnischen Blatt des Mesoderms und dem Entoderm, also in der primären Leibeshöhle angelegt wird (vgl. pag. 193).

Mit der Umwachsung des Darmes durch die Pericardialbläschen wurde zugleich die Bildung des Herzens eingeleitet. Die gegen den Darm hin gelegene Wand der Bläschen liefert die Wand des Ventrikels. Diese Angabe Ziegler's hat man wohl so zu verstehen, dass von jener

Wand des Bläschens diejenigen Elemente sich abspalten, welche die Herzwand liefern, während die Wand des Pericardialbläschens selbst das bekleidende Peritonealepithel darstellt (Fig. 572 *B* und *C*). Der gleiche Vorgang würde sich bei Bildung der Vorhöfe wiederholen. Diese letzteren wurden bereits durch jene oben besprochenen Einstülpungen der Pericardialbläschen angelegt (Fig. 572 *A*). Dieselben vereinigen sich mit der gegenüberliegenden Wand der Pericardialbläschen, und die durch Erweiterung der anfangs schmalen Einstülpungen gebildeten Atrien verschmelzen mit der Anlage des Ventrikels (Fig. 572 *B—D*). An der Vereinigungsstelle entstehen die Oeffnungen und Klappen zwischen der Herzkammer und den Vorhöfen.

Die abführenden und zuführenden Gefässe des Herzens (Aorten und Kiemenvenen) entstehen getrennt von der Anlage des Herzens und werden wohl durch Aneinanderlegung solcher Mesodermzellen gebildet, welche von der Wand des Pericardiums herstammen oder schon früher in der (primären) Leibeshöhle vorhanden waren, das heisst also in Form von Lückenräumen zwischen dem Mesodermgewebe der letzteren. Der Austritt derselben aus dem umgebenden Pericardium ist bei der geschilderten Entstehungsweise ohne Weiteres verständlich (Fig. 572 *C* und *D*).

Durch die Bildungsweise des Herzens von Seiten der beiden Pericardialsäcke wird es erklärlich, dass beim ausgebildeten Thier der Darm das Herz durchbohrt. Phylogenetisch dachte man sich dieses Verhalten so entstanden, dass ein Blutraum, welcher sich in der Umgebung des Darmes befand, festere Wandung erhielt und sich damit zum Herzen herausbildete (Grobben). Da die Gefässe getrennt vom Herzen ihren Ursprung nehmen, hat eine derartige Entstehung des Herzens in der Umgebung des Darmes nichts Unwahrscheinliches. Andrerseits hat man aus der Thatsache, dass bei den Lamellibranchiern ein paariges, dorsal vom Darm gelegenes und von je einem besonderen Pericardium umschlossenes Herz vorkommen kann (Arca), geschlossen, das unpaare, den Darm umgebende Herz der höheren Formen möge durch Vereinigung jener beiden Herzen entstanden sein (Thiele, Cap. XXX. Für diese Auffassung schien zu sprechen, dass es gerade sehr ursprüngliche Formen sind, denen ein doppeltes Herz zukommt, und weiter, dass auch bei verschiedenen Anneliden ein doppeltes Rückengefäss vorhanden ist.

Vielleicht möchte man auch die paarige Anlage des Herzens (Fig. 572 und 573 *C*) auf eine frühere Paarigkeit des Herzens zurückführen, doch ist dies nicht berechtigt, da sie allein durch die paarige Ausbildung des Cöloms und dessen Betheiligung an der Entstehung des Herzens bedingt ist. Ein Vergleich mit der Entstehungsweise des Rückengefässes der Anneliden mit der Herzbildung bei den Lamellibranchiaten dürfte die hier zu besprechenden Verhältnisse besser erläutern (vgl. auch pag. 193).

Auch bei den Anneliden ist die Anlage des Herzens paarig, und zwar in noch ausgesprochenerem Maasse als bei den Muscheln. Schon während des Vorwachsens der Ursegmente gegen die dorsale Mittellinie tritt an der gegen das Entoderm gerichteten Seite des splanchnischen Blattes die Anlage des Rückengefässes auf (Fig. 573 *A*, I und II). Dieselbe ist also paarig und rückt mit dem weiteren Vorwachsen der Ursegmente gegen die Rückenlinie vor (*A*, II und III). Dort stossen die beiden Herzanlagen schliesslich zusammen (*A*, IV) und verschmelzen mit einander zu dem unpaaren Rückengefäss, falls sie nicht, wie in den erwähnten Fällen, getrennt bleiben. Mit dem letzteren Verhalten, d. h. dem Getrenntbleiben der Rückengefässe, bietet dasjenige von Arca die grösste Aehnlichkeit. Man muss sich dasselbe so

entstanden denken, dass jeder der beiden Pericardialsäcke durch Einkrümmung seiner medianen Wand eine Herzkammer entstehen liess (Fig. 573 *B*, I—IV). Die Verwachsung der Pericardialsäcke ober- und unterhalb des Darmes unterblieb, wodurch auch eine Vereinigung der beiden Herzanlagen verhindert wurde. Bei dem gewöhnlichen Verhalten der Lamellibranchier dagegen erfolgt die Umwachsung des Darmes, und indem sich die ganze mediane Wand der Pericardialsäcke an der Bildung der Herzkammer betheiligt, umschliesst letztere den Darm (Fig. 573 *C*, I—IV). Die Entstehung dieser einen Herzkammer aus getrennten Anlagen ist auch hier zu erkennen und spricht sich noch augenscheinlicher in der Entstehungsweise der Vorhöfe aus, welche als Einbuchtung der lateralen Wand der Pericardialsäcke angelegt werden (Fig. 572). Aber sie kann wie erwähnt aus der Verbindung der Herzbildung mit den paarigen Cölomsäcken hergeleitet werden. Ausserdem scheint uns auch die Paarigkeit des Herzens, wie sie den defini-

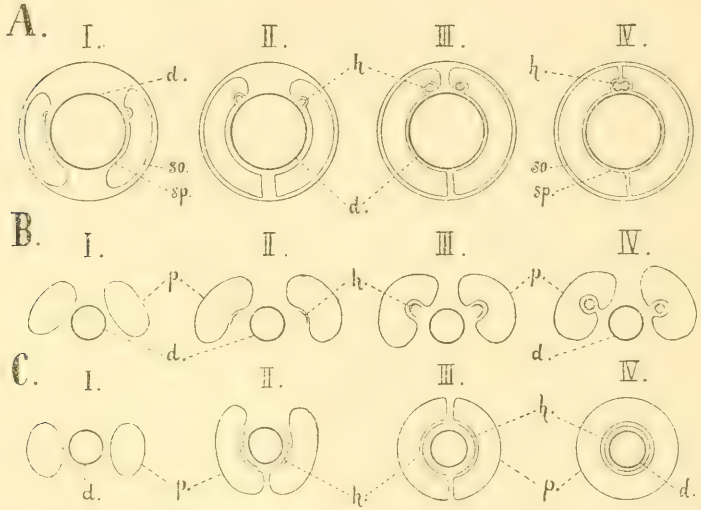


Fig. 573. *A—B* Schemata zur Erläuterung der Entstehung des Herzens. *A* bei Anneliden, *B* bei Arca, *C* bei anderen Lamellibranchiern. (Die Vorhöfe sind der Uebersichtlichkeit wegen fortgelassen.)

d Darm, *h* paarige Anlage des Herzens (in *A*, IV und *C*, IV zum unpaaren Herzen vereinigt), *p* die beiden Pericardialsäcke (in *C*, IV zum Pericardium vereinigt), *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Cölomsackes (Ursegmenter).

tiven Zustand darstellt, leicht aus diesen Entwicklungsvorgängen erklärbar zu sein[1]). Dass dem paarigen Herzen von Arca eine gemeinsame vordere und hintere Aorta zukommt, scheint eher für die Spaltung eines ursprünglich einfachen als für die Vereinigung zweier getrennter Herzen zu sprechen. Das paarige Rückengefäss der Anneliden weist vielfache Verbindungen der beiden Theile auf[2]), was ebenfalls eine Folge des Hervorgehens aus einer anfangs gemeinsamen Anlage sein könnte.

[1]) Grobben, welcher eine ähnliche Auffassung des paarigen Herzens der Lamellibranchier verficht, spricht von der „Erhaltung eines ontogenetischen Stadiums durch Bildungshemmung". Auch uns will es scheinen, als ob durch den geschilderten Modus der Herzbildung das Zustandekommen eines doppelten Herzens erleichtert werden könne, wenn solches für das Thier irgendwie günstig ist.

[2]) Megascolex, Microchäta und Acanthodrilus zeigen wiederkehrende

Die Entstehung eines paarigen Herzens (als den ursprünglichen Zustand) suchte man durch die Beziehung der beiden Theile zu den an den Seiten des Körpers gelegenen Kiemen zu erklären (Thiele, Cap. XXX). Wenn es wirklich den ursprünglichen Zustand darstellt, würde die Erklärung sehr plausibel sein, aber das Verhalten der Anneliden (Arthropoden) und Amphineuren zeigt uns das Herz in grosser Uebereinstimmung als ein unpaares, dorsal vom Darm gelagertes Gebilde.

Uebrigens müssen wir noch des Verhaltens Erwähnung thun, dass das Herz bei einigen mehr abgeleiteten Formen (Teredo, Ostrea) ventral vom Darm gelegen ist. In diesem Fall hat also wohl die Vereinigung der Pericardialsäcke zur Bildung des unpaaren Herzens unterhalb des Darmes stattgefunden.

Die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle und der Nieren bei den Lamellibranchiaten erinnern sehr stark an diejenigen des Peripatus und der Crustaceen (vgl. pag. 378 und 713). Dort wird ein Theil des Cöloms direct mit in die Niere einbezogen und auch functionell mit ihr vereinigt. Aehnlich darf wohl auch das Pericardium der Lamellibranchier aufgefasst werden, in welches die Nierentrichter einmünden, wie dort in die abgekapselten Theile der Leibeshöhle (des Cöloms). Dass die beiderseitigen Cölomsäcke hier miteinander vereinigt sind, kann keinen Unterschied bilden, denn dadurch ist das Herz keineswegs, wie es auf den ersten Blick den Anschein haben könnte, in die secundäre Leibeshöhle zu liegen gekommen, sondern es befindet sich vielmehr nach wie vor ausserhalb derselben, ganz wie bei den obengenannten Formen auch.

Wenn das Pericardium die ihm zugeschriebene morphologische Bedeutung hat, so liesse sich vielleicht erwarten, dass auch seine physiologische Function in ähnlicher Weise modificirt ist, wie bei denjenigen Formen, bei welchen die secundäre Leibeshöhle in so innige Beziehung mit der Niere getreten ist. Diese Vermuthung scheint sich auch wirklich zu bestätigen, wenn man die sog. Pericardialdrüse in's Auge fasst. Die Pericardialdrüse, das sog. rothbraune oder Keber'sche Organ ist ein durch Wucherung und Ausstülpung der Pericardialwandung entstandenes Organ, welches entweder an den Vorhöfen oder am vorderen Theil des Herzbeutels gelegen ist (Grobben). Dieses Organ hat sehr wahrscheinlicher Weise excretorische Function und da es dem Pericardialepithel seine Entstehung verdankt, so liegt es nahe, auch diesem selbst eine derartige Bedeutung zuzuschreiben. Die enge räumliche Beziehung, in welcher sowohl das Pericardium wie die Pericardialdrüse zum Blutgefässsystem stehen, lässt eine derartige Deutung als recht einleuchtend erscheinen.

Eine Communication des Pericardialraumes mit dem Blutgefässsystem, wie sie angenommen wurde, ist nach den heutigen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden nicht vorhanden. Damit ist auch die Zumischung von Wasser zum Blut, welche man dort vor sich gehen liess, als erledigt zu betrachten, ganz abgesehen davon, dass eine Wasserzufuhr durch das Bojanus'sche Organ von aussen her in den Herzbeutel nach neueren Untersuchungen höchst unwahrscheinlich ist (Rankin). Sowohl der Bau des

---

Verbindungen zwischen beiden Rückengefässen. Bei einem anderen Acanthodrilus ist fast das ganze Rückengefäss paarig und ohne Querverbindungen, aber im vorderen Theil tritt dann doch eine Vereinigung auf (Beddard: Note on the paired dorsal vessel of certain Earthworms, Proc. Phys. Soc. Edinburgh. Vol. 8. 1885).

Organes selbst, wie auch die Richtung der Wimpern in demselben sprechen gegen einen derartigen Vorgang. Ueberhaupt ist die Aufnahme von Wasser in den Körper der Muschel von aussen her, wie man sie vielfach als Erklärung für die Schwellung des Fusses angenommen hatte, als überwunden zu betrachten. Die Poren am Fuss, welche von aussen her direct Wasser in den Fuss leiten sollten, liessen sich auch ontogenetisch nicht nachweisen. (Ziegler.) Die Schwellung des Fusses ist vielmehr, wie die Untersuchungen einer ganzen Anzahl von Autoren (Carrière, Fleischmann, Schiemenz, Rankin u. A.) ergeben haben, darauf zurückzuführen, dass die Hauptmasse des Blutes in den Fuss gebracht wird. Dies geschieht durch Zurückstauen des im Fusse befindlichen Blutes, indem die am Eingang zum Sinus venosus befindliche Klappe geschlossen und dadurch das aus dem Fusse kommende Blut vom Eintritt in den ersteren abgehalten wird. Ausserdem wird aber die bereits im Fusse befindliche Blutmenge durch Zuströmen neuen Blutes von der vorderen Aorta her vermehrt. Infolge der Ausdehnung des Fusses contrahiert sich nämlich der an der Austrittsstelle der hinteren Aorta aus dem Herzen befindliche Sphincter, so dass das Blut durch die vordere Aorta und zwar seiner Hauptmasse nach in den Fuss strömen muss. Eine gewisse Menge von Blut wird übrigens auch während dieses Vorganges noch im Herzen circuliren, um einen Stillstand der gesammten Circulation zu verhindern. Beim Oeffnen der Klappe am Sinus venosus fliesst dann das Blut aus dem Fuss wieder ab, und bei nachlassender Ausdehnung desselben öffnet sich auch der Sphincter der hinteren Aorta wieder, bis bei abermals vorzunehmender Bewegung des Thieres derselbe Vorgang wiederum eintritt.

G. Muskulatur und Bindegewebe.

Bisher wurde bei der Differenzirung der Mesodermgebilde nur des Cöloms, der Niere und des Blutgefässsystems gedacht, doch entstammen der Masse des Mesoderms noch andere Gebilde, die freilich bisher noch sehr wenig studirt wurden, die Muskulatur und das Bindegewebe, abgesehen von den Genitalorganen, welche sogleich noch besprochen werden sollen. Durch Ablösung einzelner Zellen von der Mesodermmasse, Vertheilung derselben im Pseudocöl und Auswachsen dieser isolirten Zellen zu contractilen Fasern werden die Muskelzellen gebildet. Schon bei Betrachtung der Larvenformen wurde gezeigt, wie diese Fasern sich zu grösseren Complexen, den Muskeln der Larve und des ausgebildeten Thieres zusammenlegen (vgl. Fig. 555 pag. 933, 558 pag. 937). Durch reiche Vermehrung der von der Mesodermmasse abgelössten Zellen entsteht auch die Muskulatur des Fusses, sowie das massige Bindegewebe dieses sowie der übrigen Körpertheile.

H. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane sind in Bezug auf ihre Entstehung noch nicht genügend studirt. Bei Cyclas nehmen die **Geschlechtsdrüsen** ihren Ursprung von den beiden Mesodermstreifen aus, wo sie als eine ziemlich umfangreiche Zellanhäufung unter den Pericardialbläschen dicht an deren Wandung liegen (Ziegler). Eine etwas spätere Entwicklungsstufe der Geschlechtsdrüsen zeigt Fig. 561 *A*, *g*. pag. 943. In noch späterem Stadium stellen sie zwei kolbige Massen dar, welche sich in der Medianebene mit breiter Fläche berühren und oberhalb der Cerebrovisceralcommissur gelegen sind (Fig. 571 *g*).

Directe Beziehungen der Genitaldrüsen zu den Pericardialsäcken, d. h. also zum Epithel der secundären Leibeshöhle, wie wir sie von den Anneliden kennen und von den Mollusken noch kennen lernen werden, lassen sich aus dem bisher für die Lamellibranchiaten bekannt Gewordenen nicht entnehmen; freilich ist dies noch wenig und berechtigt vielleicht nicht zu weiteren Schlüssen. Immerhin liesse sich denken, dass durch die engen Beziehungen des Cöloms zur Niere die Verhältnisse eine Aenderung erfahren haben möchten und dadurch ein allmähliches Heraustreten der Genitalanlage aus dem Cölom bewirkt worden sei. Gleichzeitig müsste dann auch der Leitungsapparat eine Veränderung erfahren haben. Was diesen letzteren anbetrifft, so können wir uns nur an die anatomischen Verhältnisse halten.

Die Geschlechtsausführungsgänge verhalten sich bei den Lamellibranchiern verschieden. Sie können getrennt von den Nephridien ausmünden, wie dies bei den meisten Muscheln der Fall ist. Neben den äusseren Oeffnungen der Nieren münden sie z. B. bei den Unioniden, bei Cardium, Pectunculus Pholas u. a. aus. Bei anderen Muscheln öffnen sie sich mit den Ausführungsgängen der Nieren in eine gemeinsame Cloake (so bei Arca, Pinna, Ostrea, Cyclas); bei noch anderen münden sie etwas weiter hinten in das Bojanus'sche Organ ein (Anomia, Spondylus, Pecten, Lima)[1]) und nur bei wenigen ursprünglichen Formen (Nucula, Solenomya) werden die Genitalproducte nicht weit von der Renopericardialöffnung in die Niere geleitet (Pelseneer Nr. 41).

Getrennte Ausführungsgänge der Nieren und Genitalorgane finden wir bei solchen Formen, welche wir ihrem Bau nach für die phylogenetisch jüngeren zu halten haben, während die Verbindung beider Organsysteme denjenigen Muscheln zukommt, die durch ihre Organisation und ihr frühes geologisches Auftreten ein höheres Alter beurkunden (v. Jhering). Solches Verhalten der Muscheln weist darauf hin, dass die Geschlechtsausführungsgänge ihren Ursprung auf die Nephridien zurückführen und sich erst allmählich von diesen emancipirt haben. Es könnten da analoge Vorgänge stattgefunden haben wie bei gewissen Anneliden (Capitelliden), bei denen sich von den Nephridien aus neue Leitungskanäle für den Genitalapparat herausbilden. Infolge der modificirten Function des Cöloms und der vielleicht dadurch hervorgerufenen Verlegung der Genitaldrüsen wäre eine derartige Modification der ursprünglich zur Leitung der Geschlechtsproducte dienenden Nephridien erklärlich.

Litteratur.

1. **Barrois, Th.** *Note sur l'embryogénie de la Moule commune (Mytilus edulis). Bull. scientifique du Département du Nord de la France 2e sér. 2e année. (1879?).*
2. **Barrois, Th.** *Le stylet cristallin des Lamellibranches. Revue biol. du Nord de la France. T. 1. 1889.*
3. **Blochmann, F.** *Eine freischwimmende Muschellarve im süssen Wasser. Biol. Centr.-Blatt. 11. Bd., Aug.-Heft. 1891.*
4. **Braun, M.** *Postembryonale Entwicklung von Anodonta. Zool. Anz. 1. Jahrgang. 1878.*
5. **Braun, M.** *Die postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft Frankfurt a. M. 19. Jahrg. 1887.*

[1]) Zusammenfassungen dieser grossentheils von Lacaze-Duthiers und Jhering festgestellten Verhältnisse finden sich bei letzterem Autor (No. 24), sowie in Bronn's Klassen und Ordn. der Weichthiere 3. Bd. 1. Abth. Neuerdings hat Pelseneer (No. 41) eine Darstellung derselben gegeben.

6. **Brooks, W. K.** *The development of the oyster. Studies from the biol. Lab. John. Hopk. Univ. Baltimore. Vol. 1. 1880.*

7. **Bütschli, O.** *Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschrift des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1886.*

8. **Carrière, J.** *Die embryonale Byssusdrüse von Anodonta. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.*

9. **Carrière, J.** *Ueber Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.*

10. **Dall, W. H.** *Report on the Mollusca (collected by the U. S. Steamer Blake). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 18. 1889.*

11. **Ehrenbaum, E.** *Untersuchungen über die Structur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufiger vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

12. **Flemming, W.** *Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. der k. Akad. Wiss. zu Wien. Math.-Nat. Cl. 51. Bd. 3. Abth. 1875.*

13. **Forel, F. A.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Med. Inaug.-Diss. Univ. Würzburg. 1867.*

14. **Fullarton, J. H.** *On the development of the common Scallop (Pecten opercularis). 8th Annual Report of the Fishery Board for Scotland. P. III. Edinburgh. 1890.*

15. **Goette, A.** *Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

16. **Grobben, C.** *Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 7. Bd. 1888.*

17. **Grobben, C.** *1) Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Anz. 1886. 2) Die Pericardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden etc. Zool. Anzeiger. 1887. 3) Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden etc. Sitz.-Ber. k. Akad. Wien. Math. Nat. Cl. 97. Bd. 1888.*

18. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 3. Bd. 1881.*

19. **Horst, R.** *On the development of the European Oyster (Ostrea edulis). Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1882.*

20. **Horst, R.** *Embryogénie de l'huître. (Ostrea edulis). Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. Supplement Deel I. 1883—84.*

21. **Huxley, T. H.** *Oysters and the Oyster Question. English Illustr. Magazine. 1883.*

22. **Jackson, R. T.** *The development of the oyster with remarks on allied genera. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 23. 1888.*

23. **Jackson, R. T.** *Phylogeny of the Pelecypoda. The Aculidae and their Allies. Memoirs Boston Soc. Nat. Hist. Vol. IV, No. VIII. 1890. Auszüge aus dieser Schrift mit deren Hauptresultaten enthalten zum Theil die Artikel: „Studies of Pelecypoda" und „The mechanical origin of structure in Pelecypods". American Naturalist. Vol. 25 (pag. 1132) und 25 (pag. 11). 1890 und 1891.*

24. **Ihering, H. v.** *Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1887.*

25. **Ihering, H. v.** *Anodonta und Glabaris. Zool. Anzeiger 14. Jahrg. 1891.*

26. **Ihering, H. v.** *Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*

27. **Korschelt, E.** *Ueber die Entwicklung von Dreissena polymorpha Pallas. Sitz.-Ber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin. Juli-Heft. 1891.*

28. **Lacaze-Duthiers, H.** *Mémoire sur le développement des branchies des Mollusques acéphales lamellibranches. Ann. Sc. Nat. 4e sér. Zool. T. V. 1856.*

29. **Lankester, E. Ray.** *Contributions to the developmental history of the Mollusca. Phil. Transactions R. Soc. London. Vol. 165. Part 1. 1875.*

30. **Leuckart, R.** *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig. 1848.*

31. **Leydig, F.** *Ueber Cyclas cornea Lam. Arch. d. Anat. und Phys. 1855.*

32. **Leydig, F.** *Mittheilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen in Noll: Der Main etc. Tübing. Inaug.-Dissert. Frankfurt a. M. 1866.*

33. **Lovén, S.** *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca acephala lamellibranchiata. Aus den Abhandl. der k. Schwed. Akad. Wiss. 1848 im Auszug übersetzt vom Verf. Stockholm. 1879.*

34. **Martens, E. von.** *Eine eingewanderte Muschel. Der Zoologische Garten. 6. Jahrg. 1865.*

35. **Ménégaux, M.** *1) Sur le cœur et la branchie de la Nucula Nucleus. 2) Sur la branchie chez les Lamellibranches et sur la comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Société Philomatique de Paris 8e sér. T. 1. 1888—89.*

36. **Mitsukuri, K.** *On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 21. 1881.*

37. **Möbius, K.** *Die Auster und die Austerwirthschaft. Berlin. 1877.*

38. **Müller, F.** *Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Schneider's Zool. Beiträge. 1. Bd. Breslau. 1885.*

39. **Patten, W.** *Eyes of Mollusces and Arthropods. Mittheil. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Pelseneer, P.** *Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. Bull. scient. de la France et de la Belgique (A. Giard). T. 20. 1889.*

41. **Pelseneer, P.** *Contributions à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. T. XI. 1891.*

42. **Quatrefages, M. A. de.** *Mémoire sur l'embryogénie des Tarets (Teredo). Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 11. 1849.*

43. **Rabl, C.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 10. Bd. 1876.*

44. **Rankin, W. M.** *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel etc. Jen. Zeitschr. 24. Bd. 1890.*

45. **Rawitz, B.** *Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Zeitschr. für Naturw. 22. und 24. Bd. 1888 und 1890.*

46. **Ryder, J. A.** *The metamorphosis and post-larval stages of development of the oyster. Annual Report of the Commissioner of Fish and Fisheries for 1882. Washington. 1884.*

47. **Schierholz, C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*

48. **Schierholz, C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- u. Flussmuschel. Berlin. 1878.*

49. **Schierholz, C.** *Ueber die Entwicklung der Unioniden. Denkschr. k. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturw. Cl. 45. Bd. 1889.*

50. **Schmidt, F.** *Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. 51. Jahrg. 1885.*

51. **Schmidt, Osc.** *Ueber die Entwicklung von Cyclas caliculata. Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.*

52. **Sharp, B.** *Remarks on the phylogeny of Lamellibranchiata. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. Vol. 2. 1888.*

53. **Sluiter, C. Ph.** *Ueber die Bildung der Kalkröhren von Gastrochäna. Naturkund. Tijdschrift Nederlandsch. Indië. Band L. 1890.*

54. **Stepanoff, P.** *Ueber die Geschlechtsorgane u. die Entwicklung von Cyclas cornea. Arch. f. Naturg. 31. Jahrg. 1865.*

55. **Thiele, Th.** *Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

56. **Tullberg, T.** *Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. Kgl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar. Bd. 19, No. 3. 1882.*

57. **Voeltzkow, A.** *Entovalva mirabilis, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer Holothurie. Spengel's Zool. Jahrb. Abth. für Systematik etc. 5. Bd. 1890.*

58. **Weltner, W.** *Zur Entwicklung von Dreissensia. Zool. Anzeiger. 14. Jahrg. 1891.*

59. **Wilson, John.** *On the development of the common Mussel (Mytilus edulis L.). Fifth Annual Report of the Fishery Board for Scotland (for the year 1886). Edinburgh. 1887.*

60. **Ziegler, E.** *Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

XXVII. Capitel.

SOLENOCONCHEN (Scaphopoden).

(Dentalium.)

Die Entwicklung von Dentalium ist vor Jahren (1857) von Lacaze-Duthiers und später (1883) von Kowalevsky auch an Schnitten studirt worden; doch brechen Kowalevsky's Untersuchungen schon früher ab, da er die Larven nur bis zum sechsten oder siebenten Tage halten konnte, während Lacaze-Duthiers dieselben bis zum Alter von 35 Tagen aufzuziehen vermochte. Zum grossen Theil sind wir also noch auf die älteren Angaben des letztgenannten Forschers angewiesen.

Die Geschlechtsproducte werden durch die rechte Nierenöffnung in's Wasser entleert und hier findet die Befruchtung statt. Die nicht sehr dotterreichen Eier sind von einer dünnen Hülle umgeben.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die totale Furchung beginnt mit der Zerlegung des Eies in zwei Furchungskugeln, von denen die eine etwas umfangreicher ist als die andere. Von der grösseren schnürt sich dann wieder eine Furchungskugel ab, und auch die kleinere theilt sich in zwei, so dass jetzt ein Makromer und drei Mikromeren vorhanden sind. Von der grösseren Furchungskugel schnüren sich möglicher Weise noch weitere Zellen ab und die Mikromeren theilen sich wiederholt, so dass bald eine grössere Anzahl der letzteren der einen ziemlich umfangreich bleibenden Furchungskugel aufliegen. Auch diese theilt sich schliesslich in zwei und dann in vier Makromeren. Diese Art der Furchung zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit derjenigen, welche wir bei den Lamellibranchiern als die gewöhnliche antreffen. In Folge weiterer Theilungen und durch Bildung einer centralen Höhle kommt am Ende eine Blastula zu Stande, die an der einen Hälfte aus kleineren, an der anderen Hälfte aus grösseren Zellen besteht (Fig. 574 *A*). Es lässt sich also an ihr der animale vegetative Pol deutlich unterscheiden; am letzteren erscheint die Blastula sehr bald etwas abgeplattet, und hier beginnt sodann die Einsenkung zum Urdarm (*B*). Dentalium weist eine Invaginationsgastrula auf *(C)*, welche etwas in die Breite gezogen erscheint. Aus der Continuität des Entoderms lösen sich bald einige grosse Zellen los und lagern sich in die Furchungshöhle (Fig. 574 *C*). Hier zeigen sie eine bilateral symmetrische Anordnung und werden, zumal in späteren Stadien, in der Nähe

des Blastoporus gefunden. Sie repräsentiren die Anlage des Mesoderms (*mes*). Anfangs nur aus wenigen grossen Zellen bestehend, stellt das Mesoderm etwas später zwei Gruppen von Zellen dar, welche nach weiterer Vermehrung die beiden neben dem Urdarm gelegenen Mesodermstreifen bilden.

Wie erwähnt, zeigt die Mesodermanlage eine bilaterale Gestaltung, aber die Anordnung scheint doch nicht eine so regelmässige zu sein, wie wir dies z. B. von Chiton (pag. 911) hervorheben konnten. Allerdings geht aus verschiedenen der von Kowalevsky gegebenen Abbildungen eine deutliche bilaterale Anordnung des Mesoderms hervor, aber nach anderen, sowohl früheren als etwas späteren Stadien scheint dieselbe doch weniger regelmässig zu sein. Das Gleiche dürfte auch für die weitere Differenzirung des Mesoderms gelten. Zwar tritt eine Spaltung im Mesoderm auf, welche Kowalevsky für das Cölom anzusehen geneigt ist, aber das betreffende Stadium ist ein verhältnissmässig spätes und weist eine schon ziemlich hohe Ausbildung des Körpers auf. Uebrigens sind diese Verhältnisse noch nicht genügend klar gestellt, als dass sich mit einiger Sicherheit Schlüsse daraus ziehen liessen.

In Bezug auf die Mesodermbildung muss übrigens noch erwähnt werden, dass auf dem Stadium der Blastula bezw. der beginnenden Invagination, in der Furchungshöhle vereinzelte Zellen von verschiedener Grösse angetroffen werden, die möglicher Weise Mesodermzellen sein könnten, obwohl Kowalevsky selbst mehr geneigt ist, das Mesoderm auf jene oben geschilderte Weise entstehen zu lassen und das Vorkommen jener Zellen in der Furchungshöhle für eine anormale Erscheinung zu halten.

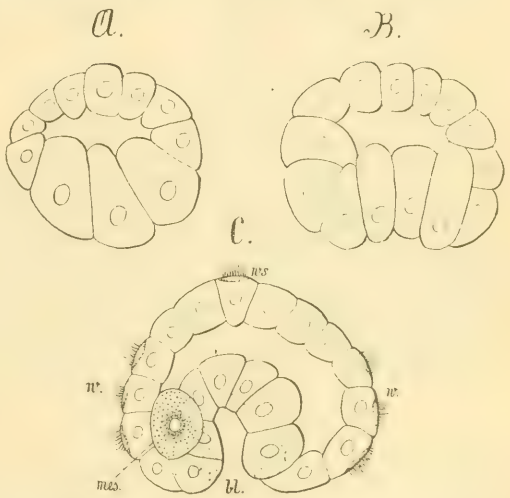


Fig. 574. *A—C* Schnitte durch Embryonen von Dentalium im Blastula- und Gastrulastadium (nach Kowalevsky).

bl Blastoporus, *mes* Anlage des Mesoderms, *w* Zellen des Wimperkranzes, *ws* Wimperschopf.

2. Die Ausbildung der Larvenform.

Bereits im Stadium der Gastrula wird der Embryo frei und ist fähig, sich activ zu bewegen, da ein Theil der Ectodermzellen sich bereits mit Wimpern bedeckt hat (Fig. 574 *C*). Solcher wimpernder Zellen unterscheidet man an der jungen Larve ausser den am Scheitelpol gelegenen und später den Wimperschopf darstellenden noch drei Reihen. Diese drei Reihen von Wimperzellen liegen am mittleren Umfang der Larve direct hinter einander und machen bei der jungen Larve einen grossen Theil von deren Körper aus (Fig. 574 *C*; 575 *A*). Da sie den präoralen Wimperkranz repräsentiren, so stellt sich der postorale Theil dieser jungen Larven als sehr wenig entwickelt dar. In diesen frühen Stadien

besteht die Larve nur erst aus verhältnissmässig wenigen Zellen, und dieselben sind noch sehr umfangreich, wie ein Blick auf die Figur 575 *A* zeigt. In späteren Stadien mit zunehmender Grösse der Larve und der weiteren Vermehrung ihrer Zellen treten die Reihen der Wimperzellen gegen den übrigen Umfang der Larve mehr zurück (Fig. 576 *A*) und erscheinen schliesslich als ein einziger, allerdings ziemlich breiter Wimperkranz (Fig. 575 *A—C*). Unterdessen ist der Wimperschopf am Scheitelpol deutlicher hervorgetreten, und auch ein grosser Theil des vorderen Abschnittes der Larve hat sich mit zarten Wimpern bedeckt (Fig. 575 *B*).

Bei den jüngsten Larven, d. h. im Stadium der Gastrula, lag der Blastoporus terminal, nämlich gegenüber dem Scheitelpol (Fig. 574 *C*), doch ändert er seine Lage bald, indem er entsprechend der späteren Ventralfläche gegen den Wimperkranz vorrückt (Fig. 575 *A*). Damit gewinnt die Larve eine etwas unregelmässigere, an der Ventralfläche abgeschrägte Gestaltung. Gleichzeitig hat sich der vor dem Wimperkranz gelegene (präorale) Theil der Larve mehr konisch gestaltet, worauf sich

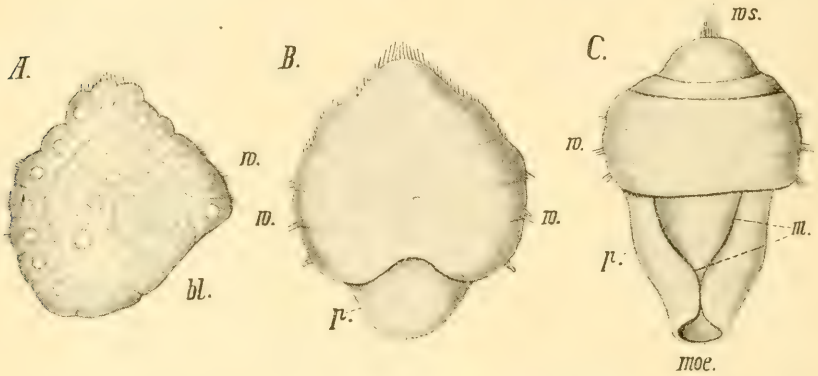


Fig. 575. *A—C* Drei Larven von Dentalium im Alter von 12, 24 und 37 Stunden (nach Kowalevsky).

bl Blastoporus, *m* Mantelfalten, *moe* hintere (bleibende) Oeffnung des Mantels, *p* postoraler Theil des Körpers, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

dann auch der hintere (postorale) Abschnitt etwas streckt (Fig. 576 *A*). Es soll gleich hier erwähnt werden, dass an der Stelle des jetzt eng und spaltförmig gewordenen Blastoporus eine mit diesem in Verbindung bleibende Ectodermeinsenkung zu Stande kommt und dass daraus der bleibende Mund und Vorderdarm hervorgehen, der eigentliche Blastoporus also etwas nach innen verlagert wird (Fig. 576 *A*). Die frühen Larvenstadien von Dentalium zeigen grosse Uebereinstimmung mit denen von Patella, wie sich aus einer Vergleichung der Figuren 575 und 576 mit Fig. 590 und pag. 1006 ergibt.

Wie wir die Larve der Amphineuren der Anneliden trochophora verglichen haben (pag. 913) und einen solchen Vergleich aus noch zwingenderen Gründen bei den Larven der übrigen Mollusken, besonders der Lamellibranchier, vornehmen (pag. 933 und 1009), so werden wir auch die Dentaliumlarve zur Trochophora in Beziehung bringen dürfen. Da freilich auch bei ihr Scheitelplatte und Urnieren, zwei wichtige Organe der Trochophora, bisher nicht nachgewiesen sind, so gilt bezüglich ihrer ungefähr dasselbe, was über die Chiton-

larve gesagt wurde, zumal auch ihr der After noch fehlt und das (vielleicht auf die Scheitelplatte zu beziehende) Cerebralganglion erst in späterem Stadium als paarige Anlage auftritt. Die Larve von Dentalium neigt sich übrigens insofern bereits mehr dem typischen Charakter der Molluskenlarven zu, als sie bereits ein für die letzteren besonders kennzeichnendes Organ, nämlich die Schalendrüse, in deutlicher Ausbildung aufweist (Fig. 576 *A* u. *B*). Diese dorsale Einstülpung (*B*, *sd*) gelangt bereits in einem sehr frühen Stadium zur Differenzirung (*A*), vertieft sich sodann, um sich später wieder auszugleichen. Dieses Verhalten sowohl wie die Lage des Organs stimmt durchaus mit der Bildung der Schalendrüse anderer Mollusken überein. Ein Vergleich der betr. Abbildungen der Dentaliumlarve mit denen der Lamellibranchiaten- und Gastropodenlarven (Fig. 554 und 555 pag. 929 und 933, Fig. 590 pag. 1006) lässt ohne Weiteres die grosse Uebereinstimmung in der Lagerung der Organe dieser Larvenformen erkennen. Da die Schale

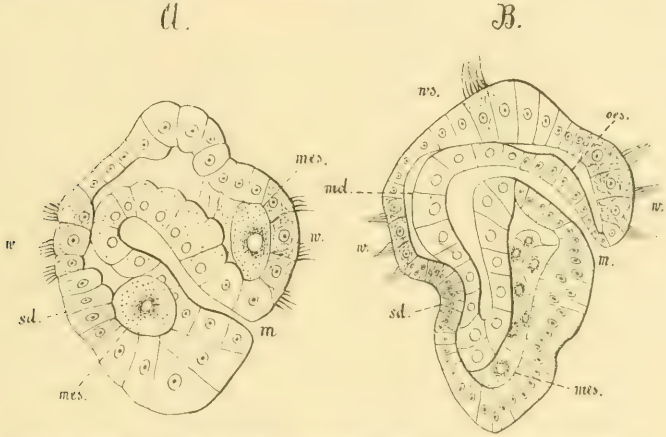


Fig. 576. *A* und *B* Mediane Längsschnitte durch Dentaliumlarven im Alter von etwa 14 und 34 Stunden (nach Kowalevsky).

m Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oes* Oesophagus, *sd* Schalendrüse, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

des Dentalium am Rücken des postoralen Abschnittes zur Ablagerung kommt, wo jenes Organ gelegen ist, so zeigt sie die gleiche Entstehungsweise und Gestaltung wie die jungen Schalen der übrigen Mollusken Mit denen der Lamellibranchiaten speciell besitzt sie insofern eine gewisse Aehnlichkeit, als sie sich vom Rücken aus um beide Seiten des Körpers herumbiegt, aber während die junge Muschelschale bald zweiklappig wird, ist dies bei Dentalium nicht der Fall; dessen Schale bleibt also gewissermaassen auf dem Stadium stehen, welches wir als unpaares Schalenhäutchen der zweiklappigen Muschelschale vorausgehen sahen (pag. 955).

Ehe es zur Ausbildung der Schale kommt, vollziehen sich an der schwärmenden Larve von Dentalium noch weitere wichtige Veränderungen. Zunächst betreffen dieselben den postoralen Abschnitt. Derselbe ist wie erwähnt anfangs höchst unansehnlich (Fig. 574 *C*), nimmt aber bald an Umfang zu. Aus diesem Theil der Larve bildet sich später durch fortschreitende Längsstreckung der bei weitem grösste Theil des

Körpers heraus, während der präorale Abschnitt fast ganz zurücktritt. In dieser Beziehung liegen also bei Dentalium ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bei den Amphineuren (pag. 913) kennen lernten und dort mit den entsprechenden Vorgängen der Metamorphose bei den Anneliden verglichen.

Schon in einem ziemlich frühen Stadium setzt sich der präorale gegen den postoralen Theil ab, indem er sich etwas vorwulstet (Fig. 575 u. 576 *B*). In einer mehr nach vorn gerichteten Einbuchtung liegt die Mundöffnung (Fig. 576). Die als Schalendrüse anzusehende Einsenkung (*sd*) an der Dorsalseite wurde bereits früher erwähnt. Wenn der postorale Abschnitt sich noch mehr vergrössert hat, erheben sich seitlich an demselben zwei Falten, welche gegen die ventrale Mittellinie zu vorwachsen und in einem etwas späteren Stadium sich zunächst in der Nähe des Hinterendes treffen (Fig. 575 *C*). Diese Falten, welche später am freien Rande mit einander verwachsen, stellen die Anlage des Mantels dar und zeigen somit eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entstehung des Mantels bei den Lamellibranchiaten. Sie umschliessen eine ventrale Vorwulstung, den Fuss (Fig. 578 *B*). An dessen Basis sind bereits ziemlich früh die Otolithenbläschen zu erkennen. Sie liegen ziemlich nahe dem Wimperkranz und entstehen als Einsenkungen des Ectoderms, welche sich als Blasen von diesem abschnüren. Es sei auch gleich hier erwähnt, dass eine paarige Verdickung des Ectoderms in ihrer Nähe, die sich später ebenfalls, und zwar durch Abspaltung von diesem sondert, die Pedalganglien liefert. In der Mittellinie des Fusses scheint eine Einstülpung zu liegen, die vielleicht der für Chiton beschriebenen Fussdrüse entspricht.

Während sich die geschilderten Veränderungen am postoralen Theil der Larve vollzogen, hat auch der präorale Abschnitt einige Modificationen seiner Gestaltung erfahren. Abgesehen davon, dass er durch das Ueberwiegen des hinteren Theiles verhältnissmässig zurücktritt (Fig. 575 u. 576), entstehen auch dicht neben dem Wimperschopf zwei anfangs seichte, später aber sich mehr und mehr vertiefende Ectodermeinsenkungen (Fig. 577 *A*), welche die paarige Anlage des Cerebralganglions darstellen. Die Zellen dieser Einsenkungen gehen direct in die Wimperzellen des Scheitelpols über, und beide Einsenkungen stehen auch durch die den Wimperschopf umgebenden Zellen direct mit einander in Verbindung, so dass sie dadurch eine gemeinsame Gehirnanlage darstellen. Die schlauchförmig gewordenen Einstülpungen, welche sich bis gegen den Oesophagus hin erstrecken (Fig. 577 *B*), erfahren besonders an ihrem proximalen Ende durch starke Zellenwucherung eine ansehnliche Verdickung. Sie lösen sich schliesslich aus der Verbindung mit dem Ectoderm *(C)* und erfahren eine Differenzirung in Fasermasse und Ganglienzellen, so dass sich an ihrer Ganglionnatur nicht zweifeln lässt. Etwas später bildet sich über dem Oesophagus eine Verbindungsbrücke der beiden jetzt solide erscheinenden Ganglienhälften aus.

Während die Pedalganglien, wie schon oben gezeigt wurde, durch Abspaltung vom Ectoderm entstehen, nehmen also die Cerebralganglien in Form von Einstülpungen ihren Ursprung. Dies ist ein etwas auffallendes Verhalten, da die gewöhnliche Bildungsweise der Cerebralganglien bei den Mollusken die durch Delamination ist. Bei der grossen Contractilität der Larven liegt es übrigens nicht ganz fern, bezüglich derartiger Einsenkungen auch an mehr oder weniger vorübergehende Einziehungen der Oberfläche zu denken. Uebrigens nimmt auch Kowalevsky eine zunächst an der Ober-

fläche vor sich gehende Entwicklung dieser Ganglien an, und erklärt die Einstülpungen dadurch, dass durch die Concentrirung des Wimperkranzes nach vorn der nöthige Raum für die Ausbreitung der Ganglienanlagen fehlte und diese deshalb nach innen eingesenkt würden. Jedenfalls aber erinnern diese Verhältnisse bei Dentalium an die Entstehung des Cerebralganglions bei verschiedenen Gastropoden, wo dieselbe zweifellos durch Einstülpung erfolgt (vgl. pag. 1061). Da es sich in diesen Fällen um höher stehende Formen handelt, würde es bezüglich des Vergleichs mit Dentalium sehr wünschenswerth sein, zu erfahren, wie die Bildung des Cerebralganglions bei den ursprünglicheren Gastropoden, zumal bei den Zeugobranchiern, vor sich geht.

Während sich die zuletzt besprochenen Vorgänge der Bildung des Nervensystems vollzogen, erfuhr sowohl der Wimperschopf wie auch der Wimperkranz eine gewisse Reduction (Fig. 577). Besonders der letztere oder das Velum, wie man diesen Theil des Larvenkörpers auch hier in Uebereinstimmung mit anderen Molluskenlarven nennt[1]), kommt dabei in Betracht. Das Velum ist ein vorzügliches Bewegungsorgan der Larve, und wenn es zur Rückbildung gelangt, so muss diese eine andere Art der Bewegung annehmen. Im Stadium der Figur 578 erscheint das Velum noch besonders stark entwickelt und bildet jetzt als tellerförmiger Aufsatz den vorderen Theil der Larve, während dieser früher eine konische Gestalt zeigte (Fig. 576). Wenn das Velum mehr zurücktritt und dafür die anderen Theile des Körpers (die Schale, der Fuss u. s. w.) zu besserer Ausbildung gelangen, sinkt die Larve zu Boden und bewegt sich hier zum Theil noch mittelst des Velums schwimmend, zum Theil aber kriecht sie bereits unter Zuhilfenahme des Fusses, ganz ähnlich wie dies auch bei anderen Molluskenlarven beim Uebergang in das ausgebildete Thier der Fall ist (vgl. pag. 941 sowie Fig. 593, 594, 607 u. a.). Die Zeit des Freischwärmens dauert bei Dentalium reichlich vier Tage. Uebrigens bewegen sich die Dentaliumlarven auch während dieser Zeit nicht an der Oberfläche des Wassers, wie dies die Larven vieler Lamellibranchier und Gastropoden thun, sondern scheinen sich in verschiedener Höhe aufzuhalten (Lacaze-Duthiers).

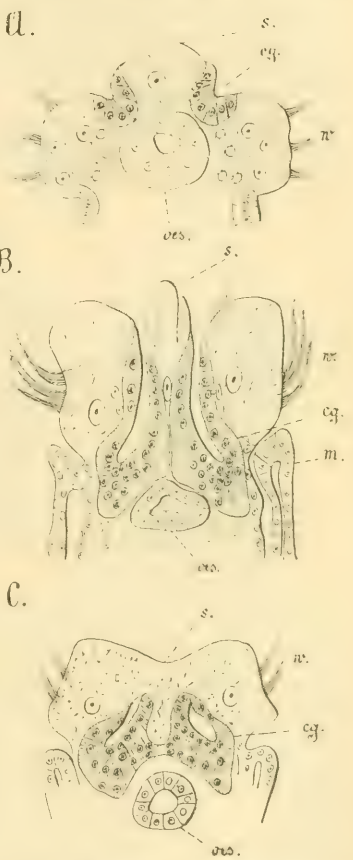


Fig. 577. *A—C* Frontalschnitte verschieden alter Larvenstadien von Dentalium zur Erläuterung der Gehirnbildung (nach Kowalevsky).
cg Anlage des Cerebralganglions, *m* Mantel, *oes* Oesophagus, *s* Scheitelpol, *w* präoraler Wimperkranz.

[1]) Man vergl. hierzu pag. 934 und 1006.

3. Die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier.

Schon wenn die Larve zum Grunde hinabsteigt, sich aber zunächst noch mit Hilfe des Velums fortbewegt, sind bereits die hauptsächlichsten Organe des fertigen Thieres angelegt. Diese letzte Entwicklungsperiode ist also durch das Wachsthum und die weitere Ausbildung der bereits vorhandenen Anlagen gekennzeichnet.

Betrachtet man die Larve zunächst von aussen (Fig. 578 *B*), so bemerkt man, dass die Schale weit umfangreicher geworden ist. Anfangs ein am Rücken gelegenes scheibenförmiges Gebilde, bog sie sich dann sattelförmig nach den Seiten um, bis ihre freien Ränder sich in der ventralen Mittellinie vereinigten (Fig. 578 *A*). An den ventralen Theilen der Schale erkennt man eine parallele Streifung (Fig. 578 *B*), ähnlich wie man sie an den Schalen der Lamellibranchier ebenfalls bemerkt (Fig. 567, pag. 956). Dieselbe entspricht den Zuwachsstreifen, so dass also auch hier das Wachsthum der Schale in ähnlicher Weise wie dort

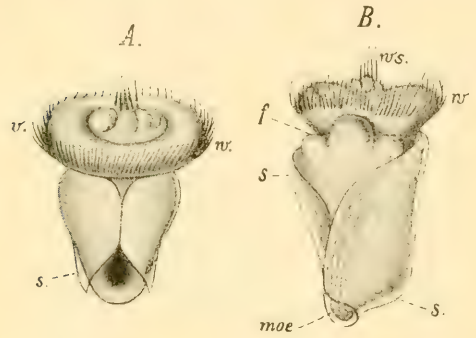


Fig. 578. *A* und *B* Dentaliumlarven vom Ende des zweiten (*A*), bezw. vom dritten bis vierten Tage (*B*). *A* von der Ventralseite, *B* etwas schräg von derselben gesehen (nach Lacaze-Duthiers).

f Fuss, *moe* hintere Oeffnung des Mantels, *s* Schale, *w* Wimperkranz (*v* Velum), *ws* Wimperschopf.

vor sich geht. Mit der weiteren Grössenzunahme der Schale wird die Verwachsung eine innigere. Zunächst ist die vordere Oeffnung der Schale noch bedeutend weiter als die hintere, was mit der ganzen Gestaltung der Larve zusammenhängt (Fig. 578 *B*). Wenn aber erst die Rückbildung des Velums erfolgt, nimmt mit der Verlängerung der Schale auch ihre vordere Mündung verhältnissmässig an Umfang ab. Die Schale erscheint jetzt beinahe cylinderförmig mit der vorderen, etwas weiteren und der hinteren engeren Oeffnung. Die Grössenzunahme erfolgt durch Aufsetzen neuer Schalenparthien von Röhrenform am Vordertheil. Die neugebildeten Parthien setzen sich durch kreisförmige Grenzlinien von den älteren Parthien ab, wodurch die Schale wie segmentirt erscheint (Fig. 579). Es tritt dies zumal bei etwas älteren Thieren deutlich hervor. Späterhin nimmt die Schale die Einkrümmung nach der dorsalen Seite, sowie die konische Gestalt an, welche sie beim ausgebildeten Thier zeigt. Die vordere und hintere Oeffnung der Schale, deren Entstehung durch die rollenartige Einkrümmung des Schalenblattes bedingt ist (Fig. 579 *A* und *B*), bleibt auch bei der ausgebildeten Schale erhalten.

Die cylindrische und später hornförmige Gestaltung der Schale wird nur ermöglicht durch eine ähnliche Ausbildung des Mantels. Ihn sahen wir schon früher in Form zweier Falten ebenfalls vom Rücken auswachsen und ventral verschmelzen. Auch er bleibt vorn und hinten geöffnet, so

wie die Schale. Nach vorn wächst er in Form eines Rohres mitsammt der Schale noch eine Strecke über den Körper des Thieres hinaus, so dass dieser ganz in ihm verborgen liegt. Aus der vorderen Mantelöffnung kann der Fuss ziemlich weit hervorgestreckt werden. Den letzteren sahen wir als eine umfangreiche Wulstung an der Bauchfläche hinter der Mundöffnung entstehen. Schon bald nimmt er die für Dentalium charakteristische dreitheilige Form an (Fig. 579 *A* u. *B*, f.) Obwohl diese äusserst charakteristische Gestalt des Fusses bereits sehr frühzeitig auftritt, hat man sie doch nicht für ein ursprüngliches Merkmal, sondern wohl eher als eine spätere Erwerbung anzusehen, da sie einigen Gattungen der Solenoconchen fehlt (Plate No. 3). Die Gattungen Siphonodentalium und Cadulus entbehren der beiden Seitenlappen am Fuss, zeigen also allem Anschein nach eine ursprünglichere Form des Molluskenfusses.

In einem etwas späteren Stadium, wenn das Velum noch erhalten ist, sieht man den Fuss bereits aus der Schale hervorgestreckt werden (Fig. 579 *A*). Dieses Stadium (wie auch das jüngere Stadium der Fig. 578 *B*) erinnert an dasjenige der Muscheln, bei welchem ebenfalls das larvale und definitive Bewegungsorgan gleichzeitig vorhanden sind und functioniren (Fig. 560 pag. 941). Am Hinterende der Larve kam durch die Erhebung der Mantelfalten schon früh eine Art von Rinne zu Stande (Fig. 578). Diese Gegend bedeckt sich mit einer dichten Wimperung, welche eine besondere Stärke erlangt, wenn hier erst die hintere Mantelöffnung zur Ausbildung kommt (Fig. 579 *A*, *moe*). Dies hängt jedenfalls mit der Communication des Wassers zusammen, welche durch die dem Mantel zukommende Bewimperung in der Mantelhöhle bewirkt wird.

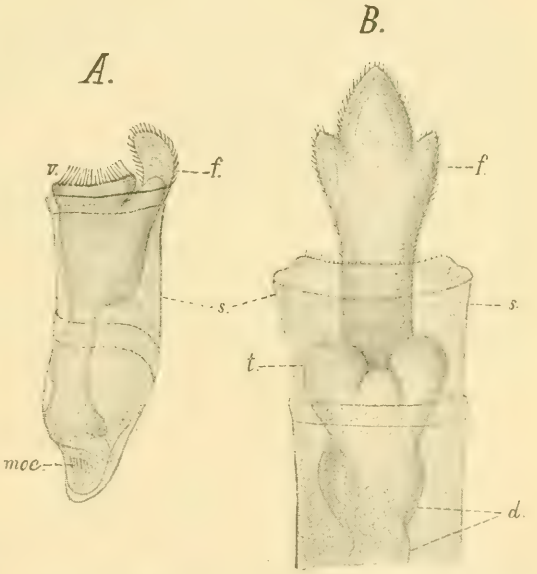


Fig. 579. *A* ältere, in der Metamorphose begriffene Dentaliumlarve. *B* Vordertheil eines jungen Dentaliums (nach Lacaze-Duthiers).

d Darmkanal, *f* Fuss, *moe* hintere Oeffnung des Mantels, *s* Schale, *t* Tentakelanlagen, *v* Velum.

Wie schon erwähnt, liegt vor dem Fusse die Mundöffnung. Hier entstehen die höckerförmigen Erhebungen (Fig. 579 *B*, *t*), welche den Tentakeln ihren Ursprung geben. Nach Lacaze-Duthiers sind es zunächst drei, zwei grössere seitliche und ein kleinerer mittlerer Höcker (Fig. 579 *B*). Durch Verlängerung dieser höckerförmigen Gebilde entstehen die Tentakelfäden, die bekanntlich beim ausgebildeten Thier in grösserer Anzahl vorhanden sind. Wie sie sich zu den Höckern und zur Mundöffnung verhalten, geht aus der gegebenen Darstellung nicht hervor,

doch lässt sich aus dem Verhalten des ausgebildeten Thieres ein Schluss darauf ziehen. Bei diesem liegt der Mund am Vorderende eines zapfenartigen Vorsprunges, welcher zusammen mit den vom Cerebralganglion innervirten Tentakelfäden als Kopfabschnitt des Thieres angesehen worden ist. Die Tentakelfäden gehen von zwei neben dem Munde gelegenen Lappen aus, so dass also auch hier drei Erhebungen vorhanden sind, welche man auf diejenigen der Larve beziehen möchte. Dann würde man in Uebereinstimmung mit den Gastropoden den mittleren Höcker für die Anlage des Mundkegels und die seitlichen für die zwei ursprünglichen Tentakel halten, von denen später die Tentakelfäden entspringen.

Beim ausgebildeten Thier fasst Thiele (Litt. Cap. XXX) die Tentakelfäden ähnlich auf, indem er die beiden Lappen oder Tentakelschilder mit den grossen Fühlern von Haliotis vergleicht, welche mit Zotten besetzt sind. Durch Verlängerung der letzteren würden sich ohne Weiteres ähnliche Gebilde wie die Tentakelfäden ergeben. Ganz neuerdings schliesst sich auch Plate (No. 3) dieser Auffassung an und giebt jenen drei Höckern am Kopf des jungen Thieres ebenfalls die oben besprochene Deutung.

Am Vorderdarm kommt noch während der späteren Stadien des Larvenlebens als eine Aussackung die Radulatasche zu Stande. Gleichfalls noch an der Larve tritt als eine leichte Einsenkung des Ectoderms hinter der Basis des Fusses der After auf. Mit ihr vereinigt sich nach Kowalevsky der entodermale Mitteldarm direct, ohne dass ein eigentlicher ectodermaler Enddarm zur Ausbildung käme.

Weitere Entwicklungsvorgänge, die besonders die Ausbildung der inneren Organe betreffen, sind von Lacaze-Duthiers geschildert worden, doch konnten diese offenbar sehr schwer zu erkennenden Verhältnisse bei dem damaligen Stand der Methoden nur am ganzen Object studirt und deshalb nicht zu vollständiger Klarheit gebracht werden. Wir müssen uns hier mit der gegebenen Darstellung begnügen, welche die wesentlichsten Entwicklungserscheinungen wiedergiebt und verweisen im Uebrigen auf die betr. Originalabhandlung (No. 2).

Litteratur.

1. **Kowalevsky, A.** *Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. Musée Hist. Nat. Marseille Zool. T. I. 1883.*
2. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat. 4e sér. T. VI und VII. 1856 und 1857.*
3. **Plate, L.** *Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Spengel's Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ont. 5. Bd. 1892.*

XXVIII. Capitel.

GASTROPODEN.

Systematik:

I. Prosobranchier.

Die Kieme bezw. die Kiemen vor der Herzkammer gelegen; der Vorhof liegt vor der Herzkammer. Pleurovisceralcommissuren gekreuzt.

1. **Diotocardier**, das Herz meist mit 2 Vorhöfen; Niere paarig; Kiemen zweireihig.

A. Zeugobranchier (Rhipidoglossen), Kiemen paarig, das Herz vom Enddarm durchbohrt, Schale geschlitzt.

Haliotis — Fissurella — Pleurotomaria u. a.

B. Azygobranchier, Kieme unpaar; das Herz vom Enddarm durchbohrt.

Turbo, Trochus, Neritina u. a.

C. Docoglossen, Kieme und Vorhof unpaar; das Herz nicht vom Enddarm durchbohrt.

Patella u. a.

2. **Monotocardier**. Herz stets mit einem Vorhof, Niere unpaar, Kieme einreihig. Hierher gehört die bei Weitem grösste Anzahl der Prosobranchier und von denjenigen, deren Entwicklung hier betrachtet werden soll, alle, mit Ausnahme der vorhergenannten Formen. Wir führen eine Anzahl davon auf:

Janthina — Murex — Buccinum — Purpura — Nassa — Fulgur — Fusus — Fasciolaria — Strombus — Rostellaria — Crepidula — Calyptraea — Vermetus — Bythinia — Paludina — Thyca — Stilifer — Entoconcha u. a.

II. Heteropoden.

Die Lageverhältnisse von Kieme, Herzkammer und Vorhof wie bei der vorigen Abtheilung. Pleurovisceralcommissuren ebenfalls gekreuzt. Der Fuss flossenähnlich entwickelt. Hierher gehören:

Oxygyrus — Atlanta — Pterotrachea — Carinaria — Firoloides.

III. Opisthobranchier.

Der Vorhof liegt hinter der Herzkammer. Pleurovisceralcommissuren ungekreuzt.

1. **Tectibranchier.** Stets mit Schale, die allerdings zuweilen im Schwinden begriffen ist; mit Mantelhöhle und Kieme darin.

   Actaeon (Tornatella) — Bulla — Acera — Gasteropteron — Philine — Aplysia — Pleurobranchus — Umbrella.

2. **Nudibranchier.** Ohne Schale, Mantel und ursprüngliche Kieme.

   Doris — Chromodoris — Polycera — Doto — Tergipes — Fiona — Elysia — Aeolis.

IV. Pteropoden.

Pelagische Gastropoden, bei denen der Kopf stark zurücktritt und der Fuss flossenförmig entwickelt ist.

1. **Thecosomen,** mit Kalk- oder Knorpelschale, mit Mantel- und Mantelhöhle.

   Spirialis — Limacina — Tiedemannia — Cymbulia Cavolinia — Hyalea — Hyalocylis — Styliola — Cleodora — Creseis.

2. **Gymnosomen,** ohne Schale und Mantel.

   Clione — Pneumodermon.

V. Pulmonaten.

Hauptsächlich Süsswasser- und Landschnecken, bei denen die Kieme aus der Mantelhöhle geschwunden und letztere durch reiche Versorgung mit Gefässen zu einer „Lunge" umgewandelt ist. Die Pleurovisceralcommissur ist ungekreuzt.

1. **Onchidien.** Marine bezw. Küstenformen.

   Onchidium — Vaginulus.

2. **Basommatophoren.** Wasserpulmonaten. Augen an der Basis der Tentakel.

   Limnaeus — Planorbis — Ancylus.

3. **Stylommatophoren.** Landpulmonaten. Augen an der Spitze der Tentakel.

   Succinea — Vitrina — Clausilia — Bulimus — Helix — Testacella — Daudebardia — Limax — Arion.

---

1. Ablage und Beschaffenheit der Eier.

Die Gastropoden sind zumeist ovipar. Die Ablage der Eier erfolgt in so verschiedenartiger Weise, dass wir nur eine gedrängte Darstellung dieser Verhältnisse geben und eine Anzahl besonders charakteristischer Fälle herausgreifen können.

Ein höchst primitives Verhalten findet sich bezüglich der Eiablage bei Patella, deren Eier einzeln abgesetzt und, wie es scheint, erst im Seewasser befruchtet werden, da den Patellen Begattungsorgane fehlen. Mit diesen Eiern liess sich in Folge dessen eine künstliche Befruchtung vornehmen (Patten No. 82). Jedes Ei ist von einer ziemlich dicken, radiär gestreiften Hülle umgeben, welche eine trichterförmige Erhebung mit weiter Oeffnung besitzt, die sog. Mikropyle.

Bei fast allen Gastropoden erfolgt die Befruchtung innerhalb des Mutterthieres, und die Eier werden nicht einzeln, sondern zu grösseren oder kleineren Laichmassen vereint abgesetzt. So findet man z. B. die Eier durch eine hyaline Gallertmasse von rundlicher oder länglicher Form mit einander verbunden (Süsswasser-Pulmonaten).[1] Jedes Ei ist innerhalb der Gallertmasse noch von einer glashellen Membran umgeben. Der Laich sitzt an Pflanzen oder anderen Gegenständen fest. Bei marinen Gastropoden, z. B. verschiedenen Opisthobranchiaten, erreicht diese Art von Schneckenlaich einen grösseren Umfang, und wird zu längeren, oft tauartig gewundenen (Aeolis) oder drehrunden Schnüren, die mehrfach auf sich selbst zurückgeschlagen erscheinen (Aplysia). In diesen Schnüren liegen die Eier unregelmässig oder sind in einer, bezw. mehreren Reihen angeordnet. Oft nimmt die Laichmasse Bandform an und rollt sich spiralig ein (Doris, Doto, Pleurobranchus u. a.). Diese Gallertmassen enthalten vielfach eine sehr grosse Zahl von Eiern. Zuweilen nimmt der Laich die Form eines gallertigen Sackes an, welcher mit einem Stiel der Unterlage aufsitzt und 30—40 Eier enthält (Tergipes nach Selenka No. 114).

In Gallertmassen, und zwar in Form längerer Schnüre, werden auch von den Heteropoden die Eier abgelegt, so von Carinaria, Pterotrachaea, Firoloides nach Fol (No. 31); nur die Atlanten (Atlanta, Oxygyrus) scheinen ihre Eier einzeln, und von einer schleimigen Hülle umgeben, abzusetzen. — Auch die Eier der Pteropoden finden sich in Gallertmassen, welche gewöhnlich schlauchförmig gestaltet sind. Die Eier liegen in grösserer Menge hinter oder auch neben einander in diesen Schläuchen. Seltener erscheint der Laich in Form einer dünnen membranartigen Platte, so bei Creseis aciculata oder wie bei Clione als rundlicher Ballen, der ebenfalls eine grössere Anzahl von Eiern enthält.[2]

Auch bei Fissurella bildet der Laich eine gallertige Masse, welche eine grössere Anzahl von Eiern enthält und an Steine abgesetzt wird. Die Prosobranchier bieten übrigens besonders differente Verhältnisse in Bezug auf die Eiablage dar. Gewöhnlich wird bei ihnen eine grössere oder geringere Anzahl von Eiern in eine verschiedenartig geformte Eikapsel eingeschlossen. Diese enthält ausser den Eiern eine eiweissartige Substanz von flüssiger oder mehr zäher Beschaffenheit, welche dem Embryo als Nahrung zu dienen hat. Dies erinnert an die Verhältnisse bei Oligochäten und Hirudineen (Gnathobdelliden), in deren Cocons ebenfalls mehrere Embryonen in einer Nährsubstanz schwimmen (vgl. pag. 186 und 213). Der Vergleich wird dadurch noch augenfälliger, dass auch bei einigen Prosobranchiern, ähnlich wie dies für die Oligochäten (pag. 186) angegeben wird, nicht alle Eier eines Cocons sich zu Embryonen, bezw. jungen Thieren entwickeln, sondern einige, unter Umständen sogar sehr viele, zu Grunde gehen, und den sich weiter entwickelnden Embryonen zur Nahrung dienen. Bei verschiedenen Prosobranchiern bilden sich alle Eier einer Kapsel zu jungen Thieren heran, bei Fulgur 12—14, bei Nassa 5—15 u. s. f. Bei Purpura flori-

[1] Genauere Beschreibungen der Laichmassen einheimischer Gastropoden giebt Pfeiffer (No. 88). Eine eingehende Darstellung nebst Litteraturnachweisen über die Eiablage der Gastropoden überhaupt findet sich bei Keferstein (No. 52) oder ist für die einzelnen Formen den von uns citirten Abhandlungen über die Entwicklung der betr. Gastropoden zu entnehmen.

[2] Eingehende Angaben über die Eiablage der Pteropoden und auch der Heteropoden finden sich bei Fol (No. 31 und 32).

dana furchen sich zwar alle die zahlreichen, in einer Kapsel enthaltenen Eier, aber verschiedene Embryonen entwickeln sich nicht weiter, sondern zerfallen, und ihre Reste werden von den übrigen Embryonen aufgezehrt. Ebenso verhalten sich, nach Mc Murrich, einige Arten von Crepidula, sowie auch Urosalpinx (nach Brooks). Fasciolaria legt in jede Kapsel etwa 200 Eier ab, von denen aber nur 4—6 zur Entwicklung kommen. Aehnliches scheint für Buccinum undatum zu gelten. Bei Purpura lapillus enthält jede Kapsel 400—600 Eier, wovon sich nur 10—16 zu reifen Embryonen ausbilden (Selenka). Auch die Eikapsel von Neritina fluviatilis beherbergt eine grosse Anzahl Eier (nach Blochmann 70—90), obwohl nur ein einziger Embryo darin zur Ausbildung gelangt (Claparède). Hier theilen sich die unbefruchteten Eier schon bald nach der Bildung der Richtungskörper und zerfallen in unregelmässige Haufen kugliger Plasmacomplexe, was sie von den in Furchung begriffenen Eiern unterscheidet.

Die Gestalt und Structur der Eikapseln ist eine sehr verschiedene. Oft sind die aus einer pergamentartigen Haut bestehenden Kapseln ungefähr kugelförmig, erscheinen wohl auch an der Seite, mit welcher sie an Steine, Muscheln, Schneckenschalen und andere Gegenstände festgeheftet sind, etwas abgeplattet, so bei Neritina. Bei letzterer Form trennt sich der ältere Cocon leicht in zwei halbkuglige Hälften. Zum Entlassen der Brut besitzt die Kapsel zuweilen eine, durch eine zarte Membran verschlossene Oeffnung, welche der Anheftungsstelle gegenüber liegt. Meist findet man mehrere Kapseln zusammen, so bei Buccinum undatum, bei welcher Form durch eine lappenartige Verlängerung der Kapseln eine grosse Anzahl derselben zu einer oft sehr umfangreichen Laichmasse vereinigt werden. Ueberhaupt werden die Kapseln vielfach in grösseren, oft in colossalen Packeten abgesetzt. Zuweilen erscheinen die Kapseln von zwei Seiten zusammengedrückt, und stellen sich bei einer (von Bobretzky beobachteten) Fusus-Art als planconvexe, rundliche Scheiben dar, welche mit der platten Fläche an Ascidien, Muscheln, Spongien u. dgl. befestigt sind. Solche gebogene, blattförmige Kapseln können sich in unregelmässiger Weise über einander häufen und dadurch ebenfalls eine Laichmasse bilden (Fusus antiquus). Blattförmig, oder besser scheibenförmig sind auch die Kapseln von Busycon (Fulgur), welche in Form einer Geldrolle über einander aufgereiht und an einem gemeinsamen Faden befestigt sind. An dem der Befestigungsstelle gegenüber liegenden Punkt sollen auch diese Kapseln eine zum Entlassen der Brut vorgebildete Oeffnung besitzen.

Von der rundlichen Form gehen die Kapseln oft in eine mehr becherförmige Gestalt über, so bei Nassa mutabilis. Sie sitzen hier mit dem schräg abgeschnittenen Ende fest, während das gegenüber liegende spitzere Ende eine Oeffnung trägt, die anfangs durch eine Membran verschlossen ist. Die Oberfläche dieser Kapseln zeigt eine polygonale Zeichnung, welche sich zu leistenartigen bis membranösen Rippen erhebt. Diese Kapseln finden sich zu grösseren Klumpen vereinigt an Tangen, Wurmröhren u. s. f.

Bei verschiedenen Prosobranchiern sitzen die becherförmigen Kapseln, mittelst des in einen Stiel ausgezogenen, verjüngten Endes, gruppenweise der Unterlage auf (Murex). Die Oeffnung des Bechers ist auch hier durch eine deckelartige Membran verschlossen, welche sich öffnet, wenn die Brut zum Ausschwärmen reif ist. Bei Purpura lapillus sind 10—15 solcher, mehr flaschenförmiger Eikapseln von lederartiger

Consistenz, auf einer ähnlich beschaffenen, structurlosen Haut befestigt, welche an Steinen festsitzt. Ganz ähnlich verhält sich Fasciolaria tulipa, bei deren Eikapseln sich der Rand des Bechers noch in eine wellig gebogene Membran fortsetzt. An die Form der letztgenannten Laichmassen lässt sich wohl am besten das merkwürdige Verhalten der vielerwähnten Janthina anschliessen, welche die becherförmigen Eikapseln an ein Floss befestigt, mit dem sie pelagisch herumschwimmt. Das Floss ist ein voluminöser, spindelförmiger Körper, welcher aus ähnlicher Masse wie die Eikapseln gebildet ist und lufthaltige Räume enthält. Er steht durch das eine, zugespitzte Ende mit dem Fuss des Thieres in Verbindung. An seiner Unterseite hängen die Eikapseln. Das Floss kommt auch dem Männchen zu, und die Thiere können sich ohne dasselbe nicht frei schwimmend bewegen, so dass also das Floss nicht nur als ein für die Eiablage wichtiger Apparat anzusehen ist, wenn auch sein Ursprung vielleicht auf eine derartige Weise erklärt werden muss.

Von den im Wasser lebenden Schnecken etwas abweichende Verhältnisse bieten die Landschnecken bezüglich der Eiablage dar. Uebrigens können auch bei ihnen die Eier nur von einer gallertigen, eiweissartigen Substanz umgeben und durch Ausbildung einer nicht sehr starken Haut zu einer perlschnurartigen Laichmasse verbunden (Limax), oder in grösserer Anzahl zu einem Gallertballen vereinigt sein, wie dies bei Onchidium der Fall ist. Bei letztgenannter Form erscheint der Laich etwas complicirter gebaut, indem jedes Ei von einer Eiweissmasse, und diese wieder von einer durchsichtigen, aber resistenten Hülle umgeben ist. Letztere zieht sich an zwei gegenüberliegenden Polen der ovalen Eiweissmasse je in einen Faden aus, welcher sich in die Hülle eines anderen Eies fortsetzt, so dass die Eier des Laichs rosenkranzartig zu einer Kette verbunden sind, welche von der gemeinsamen Gallertmasse umgeben wird. Zumeist erfährt die das Ei umschliessende Eiweissmasse bei den Landschnecken eine stärkere Umhüllung durch Ausbildung festerer Membranen, in welche sich Kalksalze einlagern. Dadurch wird eine mehr oder weniger dicke Kalkschale um das Ei gebildet, die bei unserer Weinbergschnecke bereits eine feste Consistenz erlangt. Die Eier werden gewöhnlich in grösserer Zahl (bei Helix pomatia 60—80) in selbst angefertigte, kleine Erdlöcher abgelegt und darauf wieder mit Erde überdeckt. Auf Bäumen lebende Bulimus-Arten rollen Blätter dütenartig zusammen und legen ihre (übrigens weichschaligen) Eier hinein.

Die Eier der Landpulmonaten erreichen einen ganz bedeutenden Umfang. Schon bei Helix pomatia misst das kugelige Ei 6 mm im Durchmesser. Bei der auf Ceylon lebenden Helix Waltoni erreicht es die Grösse eines Sperlingseies (P. und F. Sarasin No. 102), und bei einigen südamerikanischen Bulimusarten messen die ovalen Eier im Längsdurchmesser 5 cm, werden also grösser als Taubeneier. In Folge ihrer festen, mit glatter Oberfläche versehenen Kalkschale zeigen diese Eier eine grosse Aehnlichkeit mit Vogeleiern, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass das eigentliche Ei (der Eidotter) immer sehr klein ist und nur in einer so mächtigen Eiweissmasse innerhalb der Eihülle schwimmt. Während also der Eidotter, bezw. die Eizelle gegenüber dem Umfang des Eies fast verschwindet, füllt der reife Embryo das Ei beinahe vollständig aus. Er hat sich auf Kosten der umgebenden Eiweissmasse so stark vergrössert.

Einige Schnecken üben eine Brutpflege aus. So behalten die an der Unterlage festsitzenden Crepidula-Arten (C. formicata, plana

und convexa nach Mc Murrich, No. 70) die Eikapseln unter ihrer Schale, indem sie dieselben an Ort und Stelle an der Unterlage befestigen. Die so geschützten Eikapseln sind in Folge dessen nur von zarter Structur. Vermetus befestigt einige Eikapseln direct an der Innenfläche der Schale, und zwar in der Nähe von deren Mündung (Lacaze-Duthiers). Bei anderen, aber verhältnissmässig wenigen Gastropoden läuft die Entwicklung bereits im Innern des mütterlichen Körpers ab. Diese Formen sind also vivipar. Das bekannteste Beispiel hierfür ist Paludina vivipara. Bei ihr entwickeln sich die Eier in dem zu einem Uterus umgewandelten Eileiter bis zur Gestalt des ausgebildeten Thieres. Dabei erinnert die Ausbildung, welche das Ei erlangt, noch ganz an die bei anderen Prosobranchiern obwaltenden Verhältnisse. Dasselbe ist nämlich von einer ziemlich voluminösen Eiweissschicht umgeben, welche von einer in einen gedrehten Stiel ausgehenden Membran umhüllt wird, so dass also noch eine Art von Cocon vorhanden ist. Gewöhnlich liegt nur ein Ei innerhalb dieser Hülle, zuweilen finden sich aber auch zwei darin (Leydig No. 68), wodurch die Aehnlichkeit mit den Eikapseln anderer Prosobranchier noch verstärkt wird. Wie bei Paludina, entwickeln sich auch bei einigen Arten von Melania die Embryonen im Uterus, und werden erst abgelegt, wenn sie sich zu vollständigen Schnecken ausgebildet haben.

Wie die erwähnten Prosobranchier, sind auch einige Pulmonaten lebendig gebärend, bei denen dann ebenfalls die Entwicklung in dem zum Uterus umgewandelten Eileiter erfolgt. So verhalten sich einige Arten von Clausilia, Pupa, Helix und Vitrina. Ueberhaupt findet man, dass nahe verwandte Arten bezüglich ihrer Fortpflanzungsweise starke Differenzen aufweisen, indem die einen ovipar, die anderen vivipar sind (P. und F. Sarasin, No. 102).

Das eigentliche Ei der Gastropoden ist, wenn auch nicht besonders voluminös, so doch ziemlich reich an Dotter, welcher oft gelb, zuweilen anders (bei Patella blaugrün) gefärbt ist, und das Ei vielfach ganz undurchsichtig macht. Oft lässt sich ein heller, protoplasmatischer von einem mit Dotter belasteten opaken Abschnitt am Ei unterscheiden, wodurch die Differenz zwischen animalem und vegetativem Pol gegeben ist (Fig. 580 *A* und *B*).

Der Dotterreichthum ist bei einigen Gastropodeneiern geringer, bei anderen wieder grösser; als Extreme nennen wir z. B. Paludina auf der einen, Nassa und Fusus auf der anderen Seite. Das Ei selbst pflegt von einer hellen Eiweissmasse umgeben zu sein, welche ihrerseits wieder von einer glashellen Hülle umschlossen wird. Dass auch noch weitere Hüllen hinzukommen, und mehrere Eier von einer gemeinsamen Kapsel umschlossen werden können, wurde bereits oben gezeigt.

2. Die Furchung bis zum Auftreten der Keimblätter.

Trotz des grossen Formenreichthums der Gastropoden und der differenten Ausbildung der einzelnen Zweige zeigt die Furchung der Eier eine grosse Uebereinstimmung, und auch da, wo sie von der gewöhnlichen Form abzuweichen scheint, lässt sie sich doch wieder auf dieselbe zurückführen. In dieser Beziehung finden wir also ähnliche Verhältnisse, wie bei den Lamellibranchiaten, doch weicht der Gang der Furchung selbst von der für die letztgenannten Formen geschilderten ab. Die

Furchungserscheinungen sind bei einer grossen Anzahl von Gastropoden studirt worden und können daher als ziemlich genau bekannt angesehen werden. Schon im Jahre 1850 wurde die Furchung der Gastropodeneier in einer für damalige Zeit recht vollkommenen Weise durch Warneck (No. 130) dargestellt. Später sind diese Untersuchungen durch eine Reihe anderer Forscher weitergeführt worden, aus der wir nur die Namen von Fol, Bobretzky, Rabl, Mark, Blochmann hervorheben, und bezüglich der übrigen auf das beigegebene Litteraturverzeichniss hinweisen.

Die Furchung ist, soweit bis jetzt bekannt, bei allen Gastropoden eine totale, die anfangs äqual sein kann, aber schon sehr bald zu einer inäqualen wird. Durch eine meridionale Furche, welche unter den Richtungskörpern einschneidet, wird in vielen Fällen das Ei in zwei ungefähr gleich grosse Blastomeren zerlegt (Fig. 580 *A*). Eine zweite ebenfalls meridionale Furche trennt das Ei in vier Blastomeren von ungefähr gleichem Umfang (*B*, *I—IV*). Diese vier Zellen lagern sich bald derart, dass zwei von ihnen sich berühren, die beiden anderen aber von einander durch diese beiden Blastomeren getrennt sind (Fig. 588 *A*, pag. 1002). In der Berührungslinie der beiden Blastomeren lässt sich bereits die Queraxe des künftigen Embryos erkennen, während die darauf senkrechte Ebene der Sagittalebene desselben entspricht. Es sind also die Axenverhältnisse schon in sehr früher Zeit festgelegt, ähnlich wie dies auch für andere Formen schon festgestellt wurde.

Von den vier Furchungszellen schnüren sich durch eine Aequatorialfurche vier kleinere Zellen ab, so dass der Embryo jetzt aus 4 Makro- und 4 Mikromeren besteht (Fig. 580 *C*, *I—IV* und *I′—IV′*), welche letztere am animalen Pol liegen. Die Grössendifferenz dieser Blastomeren ist bei den verschiedenen Gastropoden eine ziemlich bedeutende. Bei Patella z. B. stehen die Mikromeren den Makromeren nicht sehr erheblich an Umfang nach (Patten No. 83). Aehnliches gilt für Paludina (Blochmann No. 7), während bei Fulgur die Mikromeren gegen die sehr dotterreichen Makromeren fast verschwinden (Mc Murrich No. 70). Für diese Verhältnisse dürfte der Dottergehalt der Eier massgebend sein.

Im Fortgang der Furchung entstehen vier weitere Mikromeren (*D*, *I″—IV″*), ebenfalls von den Makromeren aus. Derselbe Vorgang wiederholt sich noch einmal; überhaupt ist es für viele Gastropoden charakteristisch, dass drei Generationen von Mikromeren aus den Makromeren hervorgehen, doch gilt dies nicht für alle Formen. Die Kernspindeln in den Makromeren der Fig. 580 *E* zeigen die Vorbereitung der dritten Theilung an. Unterdessen haben sich die bisher gebildeten Mikromeren schon weiter vermehrt, oder dies tritt erst später ein. Bei Neritina theilen sich nach Blochmann zuerst die mittleren Mikromeren (*I′—IV* und 1—4), während bei Planorbis die jetzt den Embryo zusammensetzenden zwölf Furchungskugeln ziemlich gleichzeitig in je zwei Zellen zerlegt werden (Rabl). Damit würde bereits ein Stadium von 24 Zellen erreicht sein, welches übrigens auch in der Fig. 580 *E* schon vorbereitet ist, wie die Kernspindeln in *I—IV* und *I′—IV″* andeuten. Die Makromeren verlieren durch diese letzte

[1]) Diese Auffassung dürfte vielleicht eine Modification erfahren; so nimmt Conklin (No. 25) für Crepidula an, dass die erste Furche der Queraxe entspricht und das Ei in eine vordere und hintere Hälfte theilt, während die zweite Furche in der Längsaxe liegt und die Trennung des Eies in eine rechte und linke Hälfte bezeichnet. Aehnlich scheint es sich bei anderen Formen zu verhalten. Man vgl. hierzu auch die pag. 1021 gegebene Auffassung der Axenverhältnisse in etwas späteren Stadien des Embryos.

Theilung bedeutend an Umfang (Fig. 580 *H*), oder bleiben auch, wie dies in den häufigeren Fällen sich verhält, noch längere Zeit als besonders voluminöse Zellen erhalten (*F* und *G*), und die von ihnen aus entstandenen Mikromeren rücken gegen den animalen Pol hin. Die Vermehrung der letzteren schreitet weiter fort und führt zur Bildung einer Kappe von kleineren Zellen, welche den Makromeren aufliegt (*F* und *G*, *ect*).

Recht auffällig ist die grosse Uebereinstimmung der verschiedenen Furchungsstadien bei den Gastropoden mit denjenigen der Turbellarien,

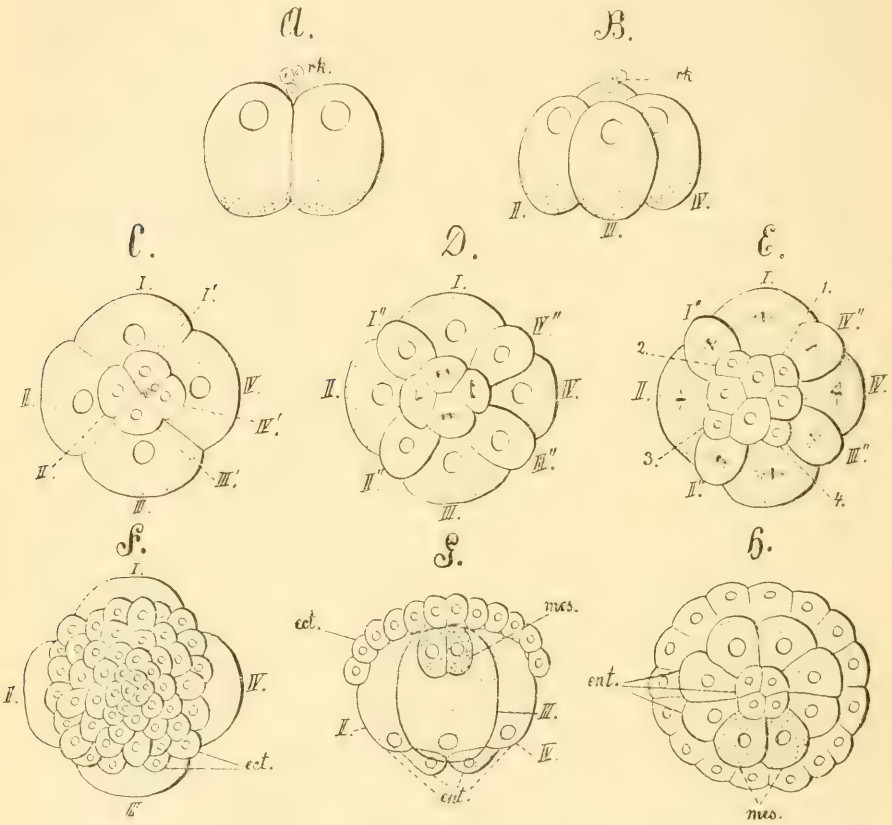


Fig. 580. *A—H* Schema zur Erläuterung der Furchung und Keimblätterbildung bei den Gastropoden (hauptsächlich nach Rabl und Blochmann).

A und *B* von der Seite, *C—F* vom animalen Pol, *H* vom vegetativen Pol aus gesehen, *G* ist als optischer Durchschnitt gedacht.

I—IV bezeichnen die grossen Furchungskugeln, von denen sich nach und nach die kleineren (*I'—IV'*, *I''—IV''*) abschnüren, *1—4* Mikromeren, welche von *I'—IV'* aus entstehen.

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *rk* Richtungskörper.

wie ein Vergleich der Fig. 580 mit Fig. 75, pag. 105 lehrt. Besonders tritt dies in den Stadien Fig. 580 *C—E* hervor, doch zeigen auch die späteren Stadien *F* und *G* eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Turbellarien (Fig. 75 *F* und *E*). Der radiäre Bau erstreckt sich hier (bei den Gastropoden) freilich nicht so weit und lässt sich mit dem des Polycladen-

embryos nicht direct vergleichen, weil die letzteren Zellen als Anlage des Mesoderm angesehen werden (Fig. 75 *C* und *E*), welche hier ectodermaler Natur sind. Uebrigens ist die radiäre Gestaltung in beiden Fällen nur eine scheinbare, da sich sowohl bei den Turbellarien wie auch bei den Gastropoden schon in sehr früher Zeit die Körperaxen feststellen lassen. In ähnlicher Weise könnte man auch bei den Furchungsstadien vieler anderer Thierformen von einem radiären Bau sprechen. Die radiäre Gestaltung des jungen Gastropodenembryos wird zudem durch das Auftreten der bilateralen Mesodermanlage sehr bald gestört. Freilich ist auch angegeben worden (Manfredi, No. 72), dass an dem erst aus 8 Blastomeren bestehenden Keim bei Aplysia das Mesoderm in Form von vier Zellen (durch Theilung der vier Mikromeren!) entstände, und dies würde natürlich die Uebereinstimmung mit den Turbellarien noch verstärken, doch zeigt die von jenem Autor geschilderte Bildungsweise des Mesoderms mit dem Verhalten anderer Gastropoden so wenig Uebereinstimmendes, dass man sie für ganz unwahrscheinlich halten muss. Uebrigens sah Blochmann, der die Entwicklung von Aplysia gleichzeitig untersuchte, nichts von diesem Vorgang, und Mazzarelli, welcher ganz neuerdings Beobachtungen über denselben Gegenstand machte, schildert die Mesodermbildung in einer ganz anderen Weise, obwohl man wohl auch hier vermuthen darf, ähnliche Verhältnisse wie bei anderen Gastropoden anzutreffen.

Die Anlage der Keimblätter erfolgt, ähnlich wie bei den Amphineuren und Lamellibranchiaten, in sehr früher Zeit. Bei Planorbis theilt sich nach Rabl das hintere der beiden an einander stossenden Makromeren in zwei Zellen, von denen die kleinere nach der Mitte rückt. Die anderen drei Makromeren geben ebenfalls eine solche kleine Zelle nach der Mitte zu ab, so dass jetzt vier kleine Entodermzellen vorhanden sind (Fig. 580 *H*). Sodann theilt sich das hintere Makromer in zwei ungefähr gleich grosse Zellen (*H. mes*) und auch die übrigen Makromeren theilen sich (*H*, *ent*). Bei Neritina vollzieht sich der Vorgang in ähnlicher Weise, nur ist der Umfang und die Lagerung der betr. Zellen etwas verschieden (Fig. 580 *G mes* und *ent*). Auch bei Crepidula und Umbrella (Fig. 588 *B*, pag. 1002) entspringt von dem hinteren Makromer eine Zelle, welche sich ebenfalls in zwei theilt. Dies sind die Urmesodermzellen, welche entweder schon ihrer Entstehung nach in der primären Leibeshöhle liegen (*G*), oder erst später in diese gedrängt werden, wo sie, wie bei Planorbis, in der Continuität der grossen Zellen gelegen waren (Fig. 580 *H*). Eine Furchungshöhle kommt zuweilen erst auf diesem Entwicklungsstadium durch Abheben der Mikromerenschicht von den Makromeren zu Stande, oder sie ist bereits früher gebildet worden, so dass schon vor dem, in Fig. 580 *H* vom vegetativen Pol dargestellten Stadium der Embryo von Planorbis eine Blastula mit einer, am vegetativen Pol stark verdickten Wandung darstellt. Während im ersteren Falle der Anfang zur Bildung einer epibolischen Gastrula gemacht ist (*G*), oder diese beim Ausbleiben der Abhebung der Mikromeren von den Makromeren auch wirklich erreicht wird, findet beim Auftreten einer ziemlich umfangreichen Furchungshöhle später eine Invagination statt. Die Keimblätter können aber auch in diesem letzteren Falle schon vorher angelegt sein. Von den Makromeren trennen sich zunächst am vegetativen Pol einige kleinere Zellen ab (*G* und *H. ent*), welche zusammen mit den Makromeren die Anlage des Entoderms repräsentiren. Somit sind bereits alle drei Keimblätter vorgebildet: das aus den Mikromeren hervorgehende Ectoderm, das Entoderm, welches durch die Makromeren und ihre letzten Derivate repräsentirt wird, und endlich

das erst durch zwei (ebenfalls von den Makromeren aus entstandene) Zellen vertretene Mesoderm.

Die Bildung der Keimblätter verläuft durchaus nicht bei allen Gastropoden in der geschilderten Weise, sondern es sind in dieser Beziehung weit gehende Differenzen vorhanden, welche übrigens zum Theil schon ihren Ausdruck in gewissen Abweichungen des Furchungsmodus finden. Es wurde bereits erwähnt, dass solche Abweichungen trotz der im Ganzen sehr starken Uebereinstimmung der Furchungserscheinungen bei den Gastropoden doch vorkommen. Der Furchungsmodus, wie er oben im Allgemeinen dargestellt wurde, gilt mit geringen Modificationen für viele Gastropoden, von denen wir nur einige als Vertreter der verschiedenen Abtheilungen nennen, so z. B. unter den Prosobranchiern: Fissurella (No. 12), Crepidula (No. 24 und 25), Neritina (No. 7), Bythinia (No. 91, 101 und 28), Vermetus (No. 99), Fusus (No. 11), [Entoconcha No. 76], unter den Heteropoden: Firoloides und Pterotrachea (No. 31), unter den Pulmonaten: Planorbis (No. 91), Limnaeus (No. 130 und 131), Limax (No. 130 und 73), Onchidium (No. 51), unter den Opisthobranchiern: Doto (No. 91), Ercolania (No. 124), unter den Pteropoden: Cavolinia, Cymbulia (No. 32), Clione (No. 55).

Wohl hauptsächlich durch den zunehmenden Dottergehalt der Eier bedingt, sieht man gewisse Modificationen in der Furchung eintreten, was

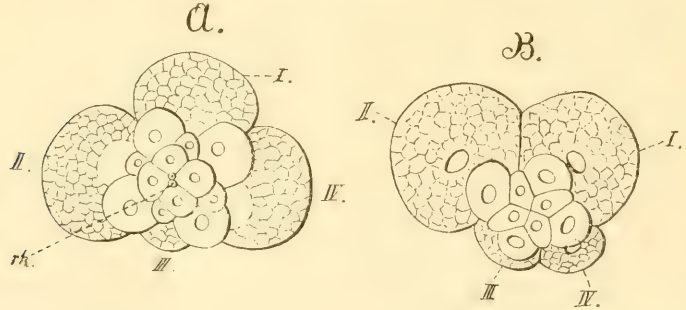


Fig. 581. *A* und *B* ein Furchungsstadium von Cavolinia tridentata und Aplysia limacina (nach Fol und Blochmann).
I—IV die vier Makromeren, darüber die Mikromeren und die Richtungskörper *(rk)*.

sich besonders in dem Grössenverhältniss der Makromeren zu erkennen giebt. So tritt bei Cavolinia und Cymbulia eines der vier Makromeren an Grösse bedeutend zurück, obwohl im Uebrigen die Furchung ein ganz ähnliche, wie die im Allgemeinen geschilderte ist (Fig. 581 *A*). Bei Aplysia unterscheiden sich im vierzelligen Stadium zwei Blastomeren durch ihren weit geringeren Umfang von den anderen, eine Differenz, welche auch auf den folgenden Stadien in gleicher Weise zu erkennen ist (Fig. 581 *B*). Obwohl sich die beiden kleineren Zellen des Vierstadiums zunächst noch erkennen lassen (*B*, *III* und *IV*), treten in der späteren Entwicklung nur zwei Makromeren besonders hervor und bleiben bis zur Umwachsung durch die Mikromeren (epibolische Gastrulation) deutlich erhalten (Ray Lankester Cap. XXVI., Litt. No. 29), Manfredi No. 72, Blochmann No. 8). Aehnlich wie Aplysia verhält sich ein anderer Opisthobranchier, Acera (nach Rabl No. 91).

In einer recht auffälligen Weise sollen die ersten Furchungsstadien bei Nassa mutabilis verlaufen (nach Bobretzky No. 11). An dem dotterreichen Ei dieser Form sondert sich bereits bei Beginn der ersten Theilung eine umfangreiche, braungefärbte Kugel von den zwei durch Einschneiden einer Meridionalfurche entstehenden Blastomeren ab (Fig. 582 *A*). Diese Kugel enthält keinen Kern, sondern wird nur durch Dottermaterial gebildet. Die ersten Blastomeren sitzen dieser Kugel also gewissermaassen wie eine Keimscheibe auf, nur dass der Dotter hier noch keinen sehr grossen Umfang erlangt hat. Dieser Zustand schwindet übrigens bald, indem die Dotterkugel mit einem der Blastomeren wieder verschmilzt (Fig. 582 *B*); er wird jedoch im Stadium der Viertheilung abermals her-

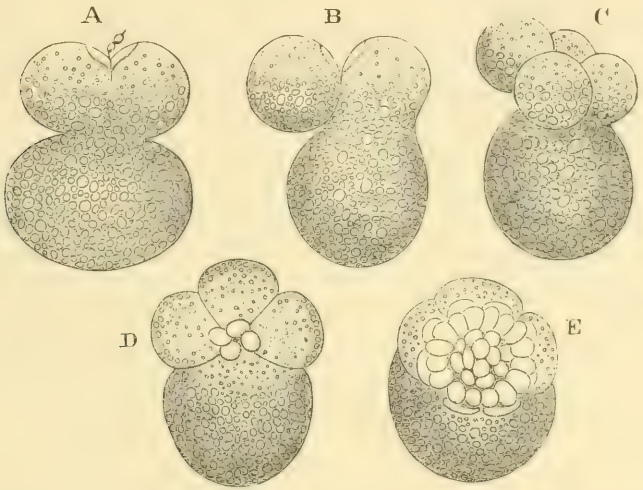


Fig. 582. *A—E* Furchungsstadien von Nassa mutabilis (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

A—C Bildung der Makromeren, denen in *D* vier, in *E* eine grössere Menge von Mikromeren aufliegen.

gestellt (*C*). Die auf dieser Stufe von den Blastomeren gesonderte Dotterkugel vereinigt sich sodann nochmals mit einer der Furchungskugeln, und so kommt es, dass das Stadium der Achttheilung (*D*) keine wesentliche Verschiedenheit von dem gewöhnlichen Verhalten (Fig. 580 *C*) erkennen lässt; allerdings ist eines der Makromeren besonders umfangreich, da in ihm die grösste Masse des Dotters angehäuft ist. Die weitere Furchung scheint in regelmässiger und in ähnlicher Weise, wie früher geschildert wurde, zu verlaufen. Schliesslich liegt auch hier den vier Makromeren eine grössere Anzahl von Mikromeren scheiben- oder kappenförmig auf (Fig. 582 *E*). Später ist es bei Nassa die eine grosse Zelle, welche sich vor den übrigen besonders auszeichnet. Während diese sich weiter theilen, bleibt sie in Folge ihres Dotterreichthums zunächst ziemlich unverändert erhalten. Sie stellt eine Art von Nahrungsdotter dar, wie er in weit extremerer Weise bei den Cephalopoden wiedergefunden wird.

Das Ueberwiegen eines Makromers gegen die drei anderen ist in auffallender Weise auch bei Purpura (Selenka No. 115) und bei Urosalpinx (Brooks No. 17, Conklin No. 24) zu bemerken, welche Formen

in der Entwicklung wohl ähnliche Verhältnisse wie Nassa darbieten dürften.

3. Die Bildung der Keimblätter.

Schon bei Betrachtung der Furchungserscheinungen wurde des ersten Auftretens der Keimblätter bei einigen Formen gedacht, doch verläuft die Bildung derselben bei anderen Formen in ziemlich differenter Weise, und wird für noch andere von den Autoren so abweichend dargestellt, dass wir ihr eine besondere Betrachtung widmen müssen.

Die Gastrulation. Entsprechend dem verschiedenartigen Verlauf der Furchung ist auch das Resultat ein verschiedenes. Im einfachsten Fall, wie z. B. bei Planorbis und Patella, entsteht eine Blastula mit einer noch verhältnissmässig weiten Furchungshöhle (Fig. 583). Der vegetative Pol der Blastula wird durch die Makromeren gebildet und erscheint in Folge dessen stark verdickt. Bei eintretender Vermehrung der grossen Zellen (Fig. 580 *H*, *ent*) erfolgt (nach schon vorhergegangener Differenzirung des Mesoderms) die Einstülpung derselben, d. h. es wird eine Invaginationsgastrula gebildet (Planorbis, nach Rabl). Bei Patella hingegen findet vom vegetativen Pol der Blastula aus eine höchst umfangreiche, solide Einwucherung der grossen Zellen statt (Fig. 590, pag. 1006, an welcher erst etwas später die Differenzirung des Mesoderms, und noch später die Bildung der Urdarmhöhle erfolgt (Patten No. 83).

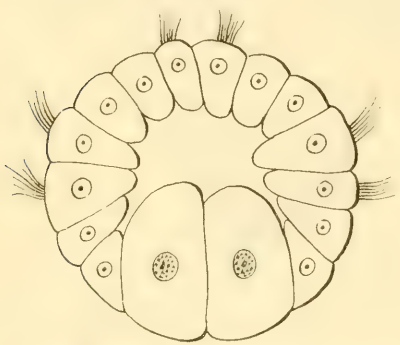


Fig. 583. Blastulastadium von Patella (nach Patten).

Der Wimperschopf (am Scheitelpol) und der Wimperkranz sind bereits angedeutet.

Bei einigen Gastropoden, wie bei Bythinia und Limnäus, ist zwar anfangs eine Furchungshöhle vorhanden, doch schwindet dieselbe bald, wenn die Blastula eine Abplattung erfährt, die Makromeren sich zur Einstülpung vorbereiten und die Mikromeren, gegen den vegetativen Pol vorschreitend, über das schon gebildete Mesoderm und einen Theil des Entoderms hinwachsen (Ray Lankester No. 63, Wolfson No. 131, Erlanger No. 28). In ähnlicher Weise verläuft die Gastrulation bei Paludina, mit dem Unterschied allerdings, dass bei dieser Form die Furchungshöhle von Anfang an sehr klein ist, und das Mesoderm erst später erkennbar wird (vgl. pag. 1014, Bütschli No. 18). Auch bei den Heteropoden (Firoloides und ähnlich bei Carinaria) entsteht aus einer mehr oder weniger abgeplatteten Blastula mit spaltförmigem Blastocöl, die sich aus kleinen Zellen an animalen und grossen Zellen am vegetativen Pol zusammensetzt (Fig. 584 *A*), durch einen ähnlichen Vorgang die Gastrula (Fig. 584 *B*). Bei beginnender Gastrulation und während derselben ist die Furchungshöhle nur schwach entwickelt, oder tritt sogar fast ganz zurück, später aber weitet sie sich durch Ausdehnung des Ectoderms bedeutend aus. Auch die Urdarmhöhle ist umfangreich (Fig. 584 *C*,

und so stellt der Urdarm einen weiten Sack dar (Fol No. 31). Die betreffenden Stadien sind denen von Paludina ähnlich.

Durch die theilweise Umwachsung der Makromeren seitens des Ectoderms, wie sie bei den letztgenannten Formen vorkommt, ist bereits der Uebergang zur epibolischen Gastrula angedeutet, welche letztere bei den Pteropoden (Cymbulia, Clione) in einem frühen Stadium wirklich gebildet wird. Die Furchungshöhle ist entweder nur andeutungsweise vorhanden, oder sie wird gänzlich reducirt. Dann liegt die dünne Schicht der Ectodermzellen dem Entoderm dicht an (Fig. 585 *A*). Aber selbst hier findet noch eine Einstülpung statt. Die mittleren Entodermzellen schieben sich nach oben, die Ectodermschicht wächst dabei noch weiter gegen den vegetativen Pol vor, indem sie den Blastoporus verengert, und so geht die epibolische Gastrula in das Bild einer Invaginationsgastrula über

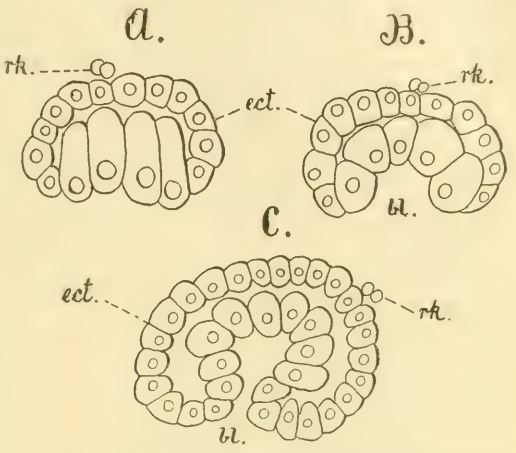


Fig. 584. *A—C* Embryonen von Firoloides desmaresti im Stadium der Gastrulabildung (nach Fol).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *rk* Richtungskörper.

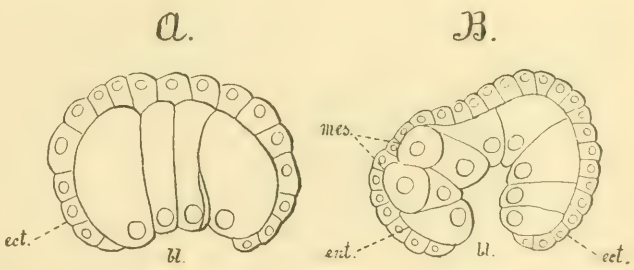


Fig. 585. *A* u. *B* Embryonen von Clione limacina im Stadium der Keimblätterbildung (nach Knipowitsch).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm.

(Fig. 585 *B*). Aehnliches wurde bereits für die Lamellibranchiaten, speciell Ostrea beschrieben (vgl. pag. 929).

In Form einer epibolischen Gastrula, d. h. durch Umwachsung der Makromeren seitens der Mikromeren, legen sich die primären Keimblätter bei Fusus (Bobretzky No. 11), Aplysia (Blochmann No. 8), Crepidula (Conklin No. 24) und Vermetus (Salensky No. 99) an. Das Ectoderm umgiebt in einer dünnen Schicht die dotterreichen Makromeren, von denen sich später, zumeist am vegetativen Pol, also in der Nähe des Blastoporus, kleinere Zellen ablösen, welche die erste Andeutung des Mitteldarmes repräsentiren. Bei Neritina bilden sich diese Zellen schon frühe, ehe noch die Umwachsung der Makromeren so weit erfolgt ist (Fig. 580 *G, ent*). Nach Blochmann's Angabe (No. 7) rücken die

kleineren Entodermzellen unter der Ectodermlage gegen den animalen Pol hin und bilden hier über den Makromeren eine Art Kappe (Fig. 586). Dadurch entsteht ein Urdarm, welcher zum Theil von kleineren Entodermzellen, zum Theil von den Makromeren gebildet wird. Neritina schliesst sich somit mehr den früher betrachteten Formen an, bei welchen sich ein Uebergang von der epibolischen zur Invaginationsgastrula findet. Anfangs liegt den umfangreichen Makromeren eine Kappe von Mikromeren auf, etwa so wie in Fig. 580 *F* und *G*, doch tritt zwischen Mikro- und Makromeren bereits eine Furchungshöhle auf. Mit dem Fortschreiten der Umwachsung bildet sich der Urdarm aus, wenn auch in einer, von dem gewöhnlichen Modus abweichenden Weise.

Auch bei Urosalpinx, Fulgur, Purpura und Nassa findet die Gastrulation durch Epibolie statt (Brooks No. 17, Mc Murrich No. 70, Bobretzky No. 11), doch sind ausserdem bei diesen Formen durch den grossen Dotterreichthum der Eier noch andere abweichende Verhältnisse in der Keimblätterbildung bedingt. Es wurde schon früher gezeigt, dass bei der am besten studirten Nassa mutabilis, ähnlich wie bei Urosalpinx und Purpura, ein besonders dotterreiches Makromer die übrigen an Umfang weit übertrifft (Fig. 582 *D*). Die Schicht der Mikromeren liegt den Makromeren in Form einer Scheibe oder Kappe auf (Fig. 582 *E*). Wenn die Mikromeren gegen den vegetativen Pol vorwachsen, nehmen auch die drei kleineren Makromeren an dieser Lagenveränderung Theil. Sie vermehren sich dabei (Fig. 587 *B*, *hy*). Schliesslich werden diese Zellencomplexe, welche die Anlage des Mitteldarmes darstellen, immer mehr gegen den vegetativen Pol verschoben (Fig. 587 *C* und *D*). Sie kleiden eine Höhle aus, welche dem Lumen des späteren Mitteldarmes entspricht. Es sind die protoplasmatischen Theile der Makromeren, welche zunächst zur Bildung des Mitteldarmepithels verwendet werden; das Uebrige bildet eine Art von Nahrungsdotter, welchem die Zellen der Keimblätter ähnlich wie eine Keimscheibe aufliegen (Fig. 587 *B*). Soweit man aus der Darstellung von Brooks (No. 17) ersehen kann, scheinen auch bei Urosalpinx ganz ähnliche Verhältnisse bezüglich der Entodermbildung vorzuliegen. Als eine Art von Nahrungsdotter erscheinen übrigens auch schon jene vier, bezw. zwei Makromeren, wenn sie einen so beträchtlichen Umfang annehmen, wie z. B. bei Fusus, Vermetus, Aplysia u. a.

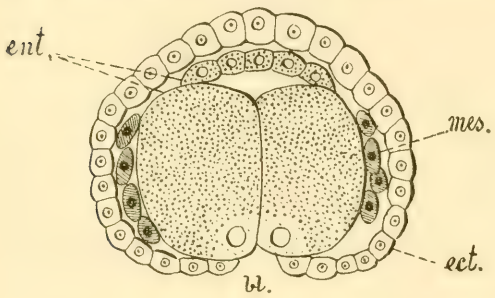


Fig. 586. Embryo von Neritina fluviatilis im optischen Schnitt (nach Blochmann).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm *mes* Mesoderm.

Das Mesoderm. Gelegentlich der Besprechung der Furchungserscheinungen wurde erwähnt, dass das mittlere Keimblatt bereits sehr früh zur Anlage kommt. Bei Planorbis liefert das hintere der vier Makro-

meren die beiden Urmesodermzellen, wie schon oben (pag. 995) gezeigt wurde. Dieselben werden bald in die Furchungshöhle gedrängt, und durch ihre Vermehrung entstehen die beiden Mesodermstreifen. Aehnlich liegen (nach KNIPOWITSCH No. 55) wohl die Verhältnisse bei den Pteropoden (Clione). Hier sollen übrigens durch Theilung eines der vier Makromeren zwei Zellen entstehen, welche bald in's Innere gedrängt werden. Diese beiden symmetrisch gelagerten Zellen bezeichnen ebenfalls das Hinterende. KNIPOWITSCH vermuthet, dass bei denjenigen Pteropoden, bei welchen nach FOL das eine Makromer bedeutend kleiner ist (Fig. 581 *A*, *III*), dieses die Urmesodermzellen liefert. Jede der beiden, durch Theilung des Makromers entstehenden Zellen theilt sich bei Clione wieder in zwei grosse Zellen (Mesoblasten, Fig. 585 *B*, *mes*),

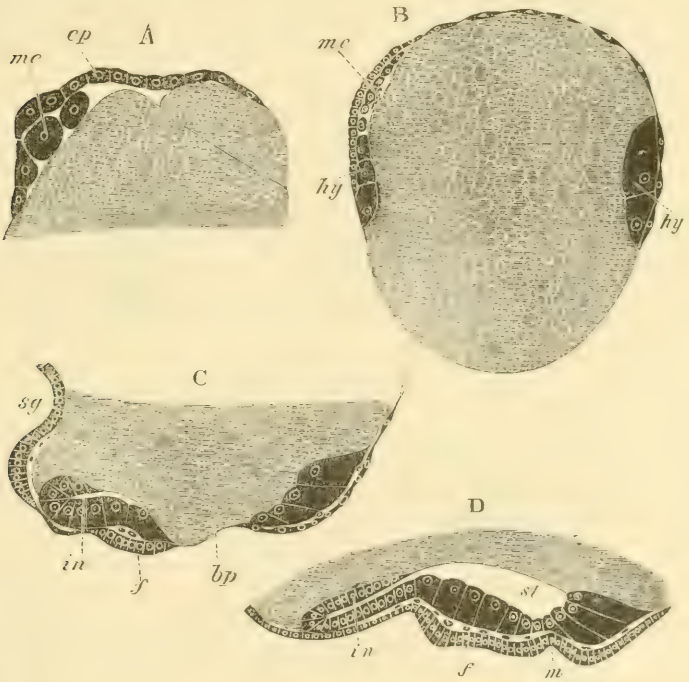


Fig. 587. *A—D* Längsschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien von Nassa mutabilis (nach BOBRETZKY aus BALFOURS Handbuch).
bp Blastoporus, *ep* (Epiblast) Ectoderm, *f* Fussanlage, *hy* (Hypoblast) Entoderm, *in* Mitteldarmepithel, *m* Mundöffnung, *me* Mesoderm, *sg* Schalendrüse, *st* Lumen des Mitteldarmes.

welche nun eine ganz symmetrische Lage am Hinterende einnehmen und durch fortgesetzte Vermehrung kleinere Zellen aus sich hervorgehen lassen.

Durch die Differenzirung des Mesoderms wird die scheinbar radiäre Gestaltung des Keimes, welche an den Furchungsstadien in so auffälliger Weise hervortritt (Fig. 580 *C—E*), stark modificirt, und mit dem Auftreten der beiden Mesodermzellen erhält der Keim einen völlig bilateral symmetrischen Bau (Fig. 580 *H*). Dies gilt für Planorbis, und ein ähnliches Verhalten zeigt auch Bythinia. Wie bei Planorbis entstehen bei dieser Form die Urmesodermzellen aus dem hinteren Blasto-

mer, welches als Entomesodermzelle anzusehen ist, d. h. es theilt sich in zwei Zellen, von denen die eine an dem Platze des hinteren Makromers liegen bleibt, die andere aber ein wenig in der Richtung nach vorn verschoben wird. Diese letztere Zelle theilt sich in zwei Zellen, und zwar so, dass dieselben neben einander liegen. So entstehen die beiden Urmesodermzellen (v. Erlanger No. 28). In ähnlicher Weise entsteht das Mesoderm bei Crepidula (Conklin No. 24) und Neritina (Blochmann No. 7), nur werden hier einige, übrigens kaum beträchtliche Modificationen dadurch hervorgerufen, dass die Gastrulation in Folge des grossen Umfangs der Makromeren durch Epibolie erfolgt, oder sich doch dieser Form der Gastrulation bedeutend nähert. Bei Neritina löst sich von dem hinteren Makromer eine Zelle ab, welche durch Theilung die beiden Urmesodermzellen entstehen lässt (Fig. 580 *G*). Recht deutlich lassen sich diese Verhältnisse an den von Heymons untersuchten Eiern eines Opisthobranchiers (Umbrella) erkennen (Fig. 588). Auch hier entsteht durch Theilung des hinteren Blastomers eine kleinere Entoderm-

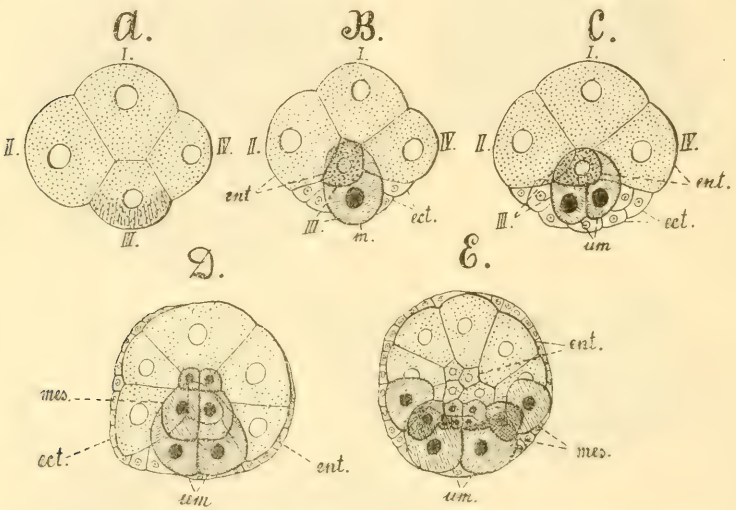


Fig. 588. *A—E* Einige Stadien aus der Furchung und Keimblätterbildung von Umbrella (nach noch nicht veröffentlichten Untersuchungen von R. Heymons).

A zeigt die vier Makromeren, *B* die Theilung der Entomesodermzelle, *C* die Bildung der Urmesodermzellen, *D* und *E* die Bildung der Mesodermstreifen.

I—IV die 4 Makromeren, bezw. deren Derivate, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* die Stammzelle des Mesoderms, *mes* Mesoderm, *um* die Urmesodermzellen.

und grössere Mesodermzelle (*A* und *B*). Letztere theilt sich in die beiden Urmesodermzellen (*C*), welche bald die beiden bilateral gelagerten, aus wenigen grossen und einigen kleineren Zellen gebildeten Mesodermstreifen aus sich hervorgehen lassen (*D* und *E*). Die von den letzterwähnten Formen geschilderte Art der Entstehung des Mesoderms von dem hinteren Makromer aus dürfte den gewöhnlichsten Modus der Mesodermbildung bei den Gastropoden darstellen.

Weit stärkere Modificationen scheinen in der Bildung des Mesoderms bei denjenigen Formen obzuwalten, welche wie Nassa, ausserordentlich dotterreich sind, und doch scheint es uns, als ob man die, für die letztere Form geschilderte Entstehung des Mesoderms (Bobretzky No. 11) auf

die zuvor besprochenen Modalitäten der Mesodermbildung zurückführen könne. An Schnitten durch ein solches Stadium der Eier von Nassa, wie es durch Fig. 582 *E* dargestellt wird, bemerkt man unter einer Decke kleinerer Zellen einige grössere, welche in die Furchungshöhle vorspringen. Die vorspringenden Parthien trennen sich ab und liefern einige ziemlich umfangreiche Zellen, welche nunmehr in der Furchungshöhle liegen. Dies sind die ersten Mesodermzellen, und da die Zellen, von denen sie sich abschnürten, wohl einem der kleineren Makromeren entsprechen (Fig. 582 *E*), so hat das Mesoderm einen ähnlichen Ursprung, wie in den vorher betrachteten Fällen. Die weniger grossen, zu Anfang vorhandenen Mesodermzellen theilen sich bald weiter (Fig. 587 *A*), und liefern wohl auch hier eine Art von Mesodermstreifen (Fig. 587 *B*).

Auf die Makromeren wird noch bei verschiedenen anderen Formen der Ursprung des Mesoderms zurückgeführt, so bei Limnaeus (Wolfson No. 131), bei Fulgur (Mc Murrich No. 70) und Janthina, bei welcher letzteren Form es sich nach Angabe von Haddon (No. 40) in der Nähe des Blastoporus von den Makromeren abtrennen soll; auf einem Stadium, in welchem die Makromeren noch nicht ganz von der Ectodermkappe umwachsen sind, liefern hier die peripher gelegenen Makromeren die Mesodermzellen. Bezüglich der letztgenannten Angaben über die Entstehung des Mesoderms muss hinzugefügt werden, dass sie nicht in genügender Weise gestützt erscheinen. Uebrigens giebt es noch andere verschiedene Darstellungen von der Entstehung des Mesoderms bei den Gastropoden, welche wir als noch weniger begründet hier nicht berücksichtigen können.

Ebenfalls in Verbindung mit dem Entoderm, aber in einem Stadium, wenn schon weitere Differenzirungen des Embryos eingetreten sind, entsteht das Mesoderm bei Patella (Patten No. 83). Patella besitzt eine Blastula, an welcher, wie schon gezeigt wurde, das Entoderm durch Einwucherung der grossen Zellen des vegetativen Poles erfolgt (Fig. 589 und 590). Vier solcher grossen Zellen existiren zunächst, und zwar zeigen dieselben das gleiche Lagerungsverhältniss, welches wir schon früher von den 4 Makromeren kennen lernten. Nun tritt aber nach Patten's Angabe beiderseits von diesen vier Blastomeren eine Zelle auf, welche durch Theilung in die Furchungshöhle eine andere, ebenfalls noch ziemlich umfangreiche Zelle abgiebt. Jene beiden Zellen der Blastula bezeichnet Patten als Entomesodermzellen (Fig. 590 *A*, *em*). Die von ihnen abgeschnürten Theile sind die beiden Urmesodermzellen. Sie liegen neben dem Blastoporus, am Hinterende der Larve, und vermehren sich später nach vorn hin. Dadurch entstehen die Mesodermstreifen, welche nach Patten's Darstellung bei Patella besonders regelmässig ausgeprägt sind (Fig. 591 und 592, pag. 1007).

Nachdem schon seit Langem und, wie man aus dem Vorstehenden sieht, in der Mehrzahl der Fälle das Mesoderm bei den Gastropoden auf die Verbindung mit dem Entoderm zurückgeführt wurde, ist neuerdings sogar seine Entstehung in Form von Cölomsäcken angegeben worden, welche Auffassung deshalb überrascht, weil man die Mollusken von einem solchen Verhalten des Enterocöls ganz besonders weit entfernt glaubte. Zudem war Derartiges bisher bei ihnen niemals beobachtet worden. Allerdings bietet die Differenzirung ihres Mesoderms und besonders die Ausgestaltung des Pericardiums grosse Uebereinstimmung mit den bei gewissen „Enterocöliern" obwaltenden Verhältnissen dar, und es ist nicht zweifelhaft, dass sie wie diese eine secundäre Leibeshöhle besitzen, aber sie lehnen sich in dieser Beziehung vor Allem

an die Anneliden an. Ihre Mesodermbildung ähnelt derjenigen der Anneliden am meisten. Nach dem, was bis jetzt über die Mesodermbildung bekannt ist, können wir mit den von Erlanger an Paludina gewonnenen Resultaten nicht übereinstimmen und müssen dieselben so lange skeptisch betrachten, bis sie besser gestützt oder durch erneute Untersuchungen (wo möglich auch an anderen Formen) wirklich bestätigt werden.

v. Erlanger's Darstellung ist etwa folgende. An dem ziemlich weiten Urdarm von Paludina tritt eine zweizipflige Aussackung auf, wodurch der Eindruck eines zweitheiligen Cölomsackes hervorgebracht wird, ähnlich wie er z. B. bei verschiedenen Echinodermen vorkommt (vgl. pag. 270 und 271). Dieser Sack, welcher in der Nähe des Blastoporus dem Urdarm ansitzt, schnürt sich später vom Entoderm los und stellt jetzt eine ringsum geschlossene Blase dar, welche eine symmetrische Gestaltung erkennen lässt. Die äussere und innere Wand nähern sich dem Ectoderm und dem Entoderm, so dass man in diesem Stadium von einem somatischen und splanchnischen Blatt sprechen könnte. Man sieht, dass bis hierher das Verhalten des Mesoderms demjenigen der Cölomsäcke bei anderen Formen, z. B. den Echinodermen, höchst ähnlich ist. Dies ändert sich aber bald, indem der Cölomsack durch Ablösung einzelner Zellen eine fast vollständige Auflösung erfährt. Nur zwei unbedeutende bläschenförmige Reste bleiben, umgeben von unregelmässig vertheilten Mesodermzellen, an der Ventralseite des Urdarms zurück. Von ihnen soll später noch die Rede sein.

Mit den bisher geschilderten Modalitäten der Mesodermbildung nicht wohl zu vereinigen sind einige Darstellungen, nach welchen das mittlere Keimblatt direct vom Ectoderm herzuleiten ist. So verhält es sich nach Bobretzky (No. 11) bei Fusus, nach Fol bei verschiedenen Gastropoden und nach Salensky bei Vermetus (No. 99). Die Eier dieser letzteren Schnecken sind sehr dotterreich. Das Ectoderm liegt als dünne Schicht den Makromeren auf und umschliesst dieselben fast vollständig. In der Nähe des Blastoporus soll nun durch Vermehrung der Zellen des äusseren Blattes eine Verdickung desselben entstehen, die Anlage des Mesoderms. Bobretzky fasst dieselbe bei Fusus als ein Umschlagen des Blastodermrandes auf. Nach Salensky wird diese Mesodermanlage bilateral symmetrisch, ähnlich wie die Mesodermstreifen, doch soll ausserdem eine davon unabhängige mesodermale Bildung in der Nähe der Schalendrüse auftreten. Diesen Theil des Mesoderms ist Salensky geneigt, durch Abspaltung von dem Ectoderm aus entstehen zu lassen, in dessen Nähe er liegt, also von dorsalen Parthien des Körpers. Mit dieser letzteren Auffassung zeigt die schon früher durch P. Sarasin (No. 101) gegebene Darstellung von der Entstehungsweise des Mesoderms eine gewisse Uebereinstimmung. Nach Sarasin treten bei Bythinia tentaculata an verschiedenen Stellen des Körpers Wucherungen des Ectoderms auf, von denen sich die mesodermalen Elemente ablösen. Dies geschieht zum Theil schon in früher Zeit der Embryonalentwicklung, zum Theil erst später. Da dieses Material zur Bildung der für gewöhnlich als mesodermal angesprochenen Organe zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen vom Ectoderm sich abtrennt, so vermag P. Sarasin ein einheitliches Mesoderm nicht anzunehmen und steht somit auf einem ähnlichen Standpunkt, wie ihn Kleinenberg nachher in so entschiedener Weise für die Anneliden vertreten hat (vgl. pag. 194). Später sind für Bythinia Urmesodermzellen und Mesodermstreifen beschrieben worden (v. Erlanger No. 28), und nach den sehr bestimmt gemachten Angaben von Sarasin käme es darauf an, zu zeigen, ob ausser dem distinct angelegten Mesoderm noch eine Bildung mesodermaler

Elemente vom Ectoderm stattfindet, wie dies ja verschiedentlich auch für andere Formen (Anneliden, Echinodermen) und speciell auch für Mollusken (vgl. Cyclas pag. 930) angenommen oder vermuthet worden ist. Als auffällig muss bezeichnet werden, dass auch solche Forscher, die wie Erlanger sehr entschieden für die Abstammung des gesammten Mesoderms von den Mesodermstreifen eintreten, doch selbst auch einige Elemente des Bindegewebes vom Ectoderm her entstehen lassen. So begeben sich die am hinteren Rande des Velums im „Nacken" gelegenen sog. „Nuchalzellen", d. i. eine Ansammlung besonders umfangreicher Ectodermzellen, in's Innere, um sich im Bindegewebe zu verbreiten. Obwohl von anderem Aussehen als die übrigen Elemente des Bindegewebes scheinen sie doch diesem anzugehören.

4. Die Entstehung der Larvenform und deren Beziehung zur definitiven Gestalt.

Schon aus dem verschiedenartigen Verlauf, welchen die Keimblätterbildung bei den Gastropoden nimmt, geht hervor, dass auch die Ausbildung der äusseren Gestalt des Embryos eine differente sein wird. Eine wichtige Rolle spielt hierbei die im Ei angehäufte grössere oder geringere Masse des Dotters. Ausserdem aber kommen besondere Anpassungsverhältnisse an die Lebensweise der verschiedenen Formen in Betracht; denn die Gastropoden besitzen zum grossen Theil frei schwimmende Larven, welche längere Zeit umherschwärmen, ehe sie in die definitive Gestalt des ausgebildeten Thieres übergehen. Obwohl sich nun die Larven der Hauptsache nach auf eine Grundform zurückführen lassen, so zeigen sie doch auch in den einzelnen Abtheilungen ziemlich weit gehende Differenzen, so dass wir genöthigt sein werden, die verschiedenen Larvenformen getrennt zu betrachten. Vorher aber soll die Entwicklung einiger besonders charakteristischer Formen vorgeführt werden, um dadurch zunächst einen Ueberblick zu gewinnen, und die Vergleichung mit den anderen Abtheilungen der Mollusken zu ermöglichen.

Die Herausbildung der Larvenform aus dem Ei ist unter Anderem von Patella in eingehender Weise geschildert worden (Patten No. 83), und da dieser Prosobranchier, welcher mit zu den ursprünglichsten Gastropodenformen gehört, allem Anschein nach die Larvenform am reinsten zur Ausbildung bringt, so halten wir uns zunächst an seine Entwicklung. Dieselbe ist übrigens von Patten nicht vollständig, sondern nur bis zu einem Stadium verfolgt worden, auf welchem die Larve vom Uebergang zur definitiven Gestalt der Schnecke noch recht weit entfernt ist.

Die Entwicklung von Patella zeigt schon insofern ein ursprüngliches Verhalten, als die Eihülle sehr früh, bereits während der Furchung abgeworfen wird. Da schon im Blastulastadium Wimpern auftreten (Fig. 589), so erlangt der Embryo sehr frühzeitig freie Beweglichkeit, und wird somit zur Larve. Es sind dies ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei den Lamellibranchiaten kennen gelernt haben, wie sie sonst aber bei den Gastropoden nicht gewöhnlich sind, bei denen die Larven vielmehr erst in viel späteren Stadien ausschlüpfen. Von dem verdickten vegetativen Pol der Blastula aus erfolgt, wie früher (pag. 998 und 1003) geschildert wurde, die Einwucherung des Entoderms und die Differenzirung des Mesoderms (Fig. 589 und 590). Der Blastoporus liegt am vegeta-

tiven Pol, welcher zugleich dem Hinterende der Larve entspricht. Die Hauptaxe der Larve geht in diesem Stadium durch die Mitte des Blastoporus und den gegenüber liegenden Pol, an welchem später die Scheitelplatte zur Ausbildung kommt. Durch das Auftreten des Mesoderms geht die Larve in die bilateral symmetrische Gestaltung über. Der Blastoporus ändert schon bald seine Lage, indem er an der Ventralseite gegen das Vorderende hin rückt, und zwar in Folge eines stärkeren Wachsthums der Rückenfläche. Schon vorher ist die, bereits im Blastulastadium angedeutete Anlage des Velums deutlicher hervorgetreten (Fig. 590 und 591). In späteren Stadien ist die Verlagerung des Blastoporus noch weit auffälliger (Fig. 590 *B*), und erinnert an die Verhältnisse, welche wir früher für Dentalium (pag. 980) beschrieben haben (Fig. 574 und 576). Der Blastoporus geht dabei aus einer runden (Fig. 591 *A*) in eine Ω förmige und sodann in eine spaltförmige

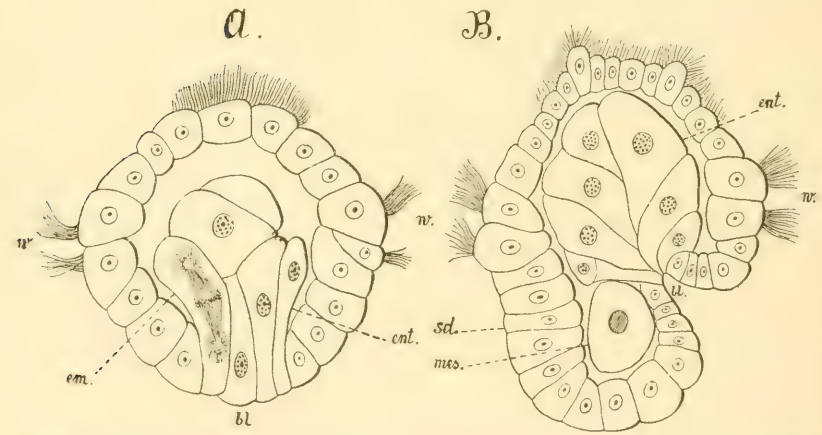


Fig. 589 und **590.** *A* und *B* Larven von Patella im Stadium der Blastula, der beginnenden und vollendeten Entodermeinwucherung (nach Patten).

bl Blastoporus, *em* Entomesodermzelle, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *sd* Schalendrüse, *w* Wimperkranz.

Gestalt über (Fig. 591 *B*). An seinem Hinterende zeichnen sich zwei Zellen durch besonderen Umfang aus. Sie bedecken sich bald mit Wimpern (Fig. 591 und 592) und dürften wohl den später noch zu besprechenden Analzellen anderer Gastropoden gleichzusetzen sein (pag. 1020). Der Spalt verengert und schliesst sich nun in der Richtung von hinten nach vorn. Ueberhaupt würde man geneigt sein, bei allen diesen, vom Blastoporus geschilderten Veränderungen an den von hinten nach vorn erfolgenden, allmählichen Schluss einer langen, spaltförmigen Oeffnung zu denken, wenn nicht die Angaben so bestimmt lauteten. Die vordere Parthie bleibt in Form einer rundlichen Grube erhalten, und diese wird zum Mund, oder es findet vielmehr hier eine Einsenkung des Ectoderms statt, welche den

Blastoporus nach innen verlagert und die Anlage des Vorderdarmes darstellt (Fig. 590 *B*). Aus der soliden Zellenmasse, welche das Entoderm jetzt noch darstellt, bildet sich später durch Auftreten eines Spaltes und regelmässige Anordnung der sich stärker vermehrenden Zellen der Mitteldarm (Fig. 592). Vom Hinterende aus, wo die Mesodermzellen liegen,

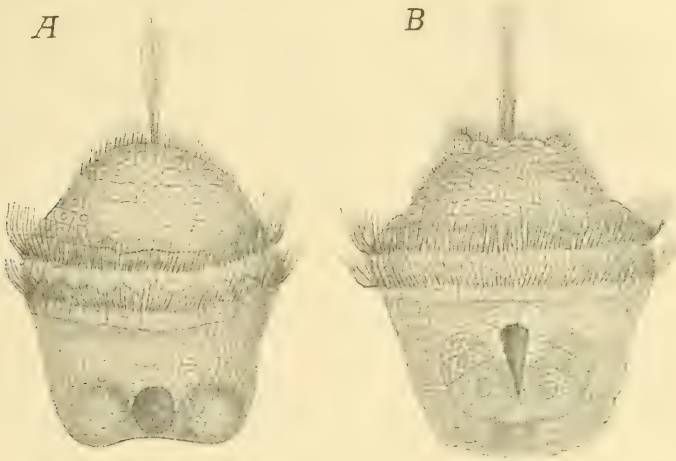


Fig. 591. *A* und *B* Trochophoralarven von Patella in zwei verschiedenen Altersstadien (nach Patten).

In *A* sind neben dem kreisrunden Blastoporus die beiden Fusshöcker zu sehen. In *B* erscheint der Blastoporus in die Länge gezogen. Daneben erkennt man die Anfänge der beiden Mesodermstreifen, dahinter ein Wimperbüschel.

gehen zwei sehr regulär gestaltete Mesodermstreifen aus (Fig. 592). Am Rücken der Larve trat schon früher, als eine von hohen Ectodermzellen gebildete Einsenkung, die Schalendrüse auf, über welcher später das Schalenhäutchen ausgeschieden wird.

In bemerkenswerther Weise lässt Patten die Bildung des Fusses bereits zu sehr früher Zeit auftreten. Derselbe soll aus zwei Höckern hervorgehen, welche ventral am Hinterende gelegen sind (Fig. 591 *A*). Sie flankiren den Blastoporus zu einer Zeit, wenn derselbe noch als runde Oeffnung erscheint. Sobald er nach vorn verlagert wird, rücken sie auf einander zu, und vereinigen sich zur Bildung des Fusses, an welchem sich auch noch in späteren Stadien die Entstehung aus zwei Theilen durch das Vorhandensein einer medianen Einkerbung zu erkennen giebt.

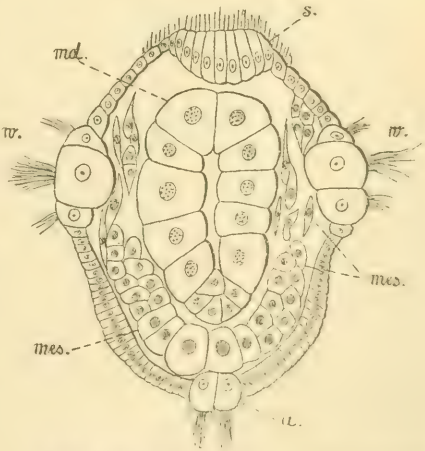


Fig. 592. Frontalschnitt einer älteren Larve von Patella (nach Patten).

a anale Wimperzellen, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *s* Scheitelplatte, *w* Wimperkranz.

Bisher war der präorale Abschnitt besonders umfangreich und von glockenförmiger Gestalt (Fig. 591). Er wird von dem hinteren Abschnitt durch den präoralen Wimperkranz getrennt, welcher sich aus mehreren Reihen von Zellen zusammensetzt, deren mittlere mit den stärksten Wimpern versehen ist (Fig. 592). Am Scheitelpol tritt ein Schopf langer Wimpern auf, und daneben liegen zwei Erhebungen, welche Wimperhaare tragen (Fig. 591 *A*). Man würde bei ihnen an die Kopffühler der Annelidentrochophora denken, beständen sie nicht aus einer einzigen Zelle. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung plattet sich der präorale Theil bedeutend ab, und die schon früher als Verdickung der Mitte entstandene Scheitelplatte (Fig. 592 *s*) nimmt jetzt einen beträchtlichen Theil des präoralen Abschnittes ein (Fig. 593 *sp*). Am Hinterende der Larve ist ebenfalls ein Schopf langer Cilien bemerkbar, welcher den erwähnten Analzellen angehört. Die vorher eingesenkte Schalendrüse hat sich ausgeglichen, und der Rücken erscheint jetzt sogar convex. Das früher sehr dicke Epithel besteht hier jetzt nur noch aus flachen Zellen (Fig. 593).

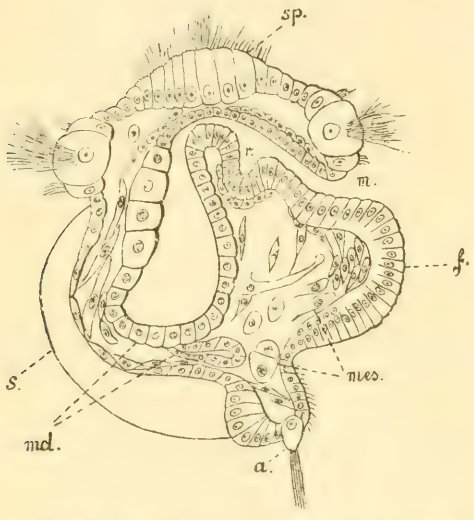


Fig. 593. Medianer Längsschnitt der Patellalarve im späteren Trochophorastadium (nach Patten).

a die mit starken Cilien besezten (analen) Zellen am Hinterende, *f* Fuss, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *r* Radulatasche, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte.

Die Schale selbst ist napfförmig geworden. Der etwas aufgewulstete Rand in der Umgebung der Schale repräsentirt den Rand des Mantels; der Mantel selbst ist von dem Schalenhäutchen bedeckt. Der Mitteldarm hat sich bedeutend ausgeweitet und sackförmig gestaltet; an ihm bemerkt man hinten einen zipfelförmigen Anhang, der sich später mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters vereinigen wird. An dem ebenfalls umfangreicher gewordenen Vorderdarm macht sich eine Ausstülpung (*r*) bemerkbar, die Anlage der Radulatasche, welche wir in ganz übereinstimmender Weise bei den Amphineuren und Scaphopoden auftreten sahen.

Rechts und links vom Munde ist schon in einem früheren Stadium je eine Einsenkung aufgetreten, welche sich zu einer Blase vertieft und schliesslich aus dem Zusammenhang mit dem Ectoderm ablöst. Beide Bläschen sind die Otolithenblasen. Sie liegen an der Basis des Fusses, der anfängt, sich zu einem umfangreichen Höcker auszubilden, und in welchem sich reichlich Mesodermzellen anhäufen. Das Mesoderm hat seine regelmässige Anordnung verloren, indem sich einzelne Zellen von den Mesodermstreifen ablösten, sich in der primären Leibeshöhle vertheilten, und wohl auch als Bekleidung der schon gebildeten Organe dem Ectoderm und Entoderm anlegten. Auf diese Weise kommt aus langgestreckten Zellen die Muskulatur zu Stande; so heftet sich z. B. eine Anzahl solcher Zellen an

einen Punkt der Rückenfläche an, wo sie schliesslich mit der Schale in feste Verbindung gelangen und den Retractor liefern, welcher den Larvenkörper in die Schale zurückzieht, wenn die letztere erst den gehörigen Umfang erreicht hat.

In den Stadien, welche die Figuren 591 und 592 darstellen, und auch noch in dem späteren Zustand, von welchem die Figur 593 einen medianen Längsschnitt zeigt, hat die Patella-Larve die grösste Aehnlichkeit mit dem Trochophorastadium, welches wir bei den Lamellibranchiaten kennen gelernt haben (vgl. Fig. 555 und 558, pag. 933 und 937). Dies gilt nicht nur für die äussere Gestaltung, sondern auch für den inneren Bau. Also kommt auch den Gastropoden ein Trochophorastadium zu (Ray Lankester, No 63), welches allerdings für gewöhnlich nicht in so typischer Ausbildung wie bei Patella auftritt, sondern gewisse Modificationen aufweist. Diese stellen sich entweder als bestimmte Charaktere der Gastropodenlarven dar, oder erscheinen als Umbildungen, welche die ursprüngliche Larvenform in Folge der veränderten Lebensbedingungen und des damit im Zusammenhang stehenden, grösseren Dotterreichthums der Eier, sowie der hierdurch bedingten, vielfachen Modificationen der Entwicklungsvorgänge überhaupt, erfahren hat.

Ausser der ohne Weiteres in's Auge fallenden Uebereinstimmung der äusseren Gestalt mit derjenigen anderer Molluskenlarven (Lamellibranchiaten, Scaphopoden, Amphineuren) ist auch die innere Organisation in entsprechender Weise ausgebildet. Von dem Vorhandensein der Scheitelplatte und des präoralen Wimperkranzes wurde bereits gesprochen (Fig. 592 und 593), doch muss noch nachgetragen werden, dass auch ein postoraler Wimperkranz bei den Gastropodenlarven nachgewiesen wurde, so z. B. bei Crepidula, Fulgur, Fasciolaria und anderen Prosobranchiern, sowie auch bei Heteropoden, Opisthobranchiern und Pteropoden (Gegenbaur, Krohn, Fol, Brooks, Mc Murrich u. a.). Er besteht aus einer, dicht hinter dem Munde und parallel mit dem präoralen Wimperkranz verlaufenden Wimperreihe (Fig. 594 $p_{''}$). Zwischen ihr und dem präoralen Kranz sind ausserdem zarte Wimpern vorhanden, entsprechend der sog. adoralen Wimperzone der Muschellarven. Der ganze Apparat dient jedenfalls in gleicher Weise, wie dies für die Lamellibranchiaten dargestellt wurde, zur Beförderung von Nahrungspartikeln nach dem Munde hin, während der präorale Wimperkranz als eigentliches Velum vor Allem locomotorische Function hat. Der Wimperschopf am Scheitelpol vervollständigt die Uebereinstimmung mit der Trochophora anderer Mollusken (Fig. 543, pag. 913 und 576, pag. 981) und der Anneliden (Fig. 118, pag. 174). Am präoralen Theil, im Bereich der Scheitelplatte können Augenflecke vorhanden sein. Der postoral, seitlich vom Mund gelegenen Otolithenblasen wurde bereits gedacht.

Wie die übrigen Organe, so zeigt auch der Darmkanal dieselbe Bildung wie bei anderen Trochophoralarven; er setzt sich aus dem entodermalen Mitteldarm, sowie aus dem ectodermalen Vorder- und vielleicht auch Enddarm (?) zusammen, wobei in späteren Stadien als besonderes Charakteristicum und zum Unterschied von den Muschellarven die Radulatasche am Vorderdarm hinzukommt (Fig. 593 *r*).

Ein Organ von wichtiger Bedeutung für die Trochophora, welches bei Lamellibranchiaten und Anneliden in guter Ausbildung vor-

gefunden wurde, die paarige Urniere, ist auch bei den Gastropodenlarven vorhanden (vgl. pag. 1015 und 1050). Für Patella allerdings ist dieselbe noch nicht beschrieben worden, doch möchten wir glauben, dass sie auch bei dieser, im Uebrigen so ursprünglich organisirten Form vorhanden ist, zumal sie sich bei anderen Schnecken von weniger einfachem Entwicklungstypus wie bei den Prosobranchiern des süssen Wassers (Bythinia, Paludina) und den Pulmonaten findet. Neuerdings wird auch von einer marinen Gastropodenlarve das Vorhandensein einer schlauchförmigen Urniere beschrieben (v. Erlanger No. 28). Die Urnieren erscheinen in ihrer ursprünglichen Gestaltung als schlauchförmige Gebilde, deren Beziehung zur primären Leibeshöhle wahrscheinlich ähnliche sind wie bei den Lamellibranchiaten, und welche hinter dem Velum an der Ventralseite nach aussen münden. Diese primitiven Excretionsschläuche sind nur kurz (Fig. 599 *B un*, pag. 1018), oder werden auch länger, wie bei Planorbis, und biegen sich dann hakenförmig um (Fig. 618 *un*, pag. 1049).

Ausser den Urnieren sind auch verschiedentlich Complexe von Ectodermzellen als primitive Excretionsapparate in Anspruch genommen worden, so z. B. von Bobretzky bei Nassa zwei rundliche Zellwucherungen, welche neben der Fussanlage hervortreten. Aehnliches findet Mc Murrich bei Fulgur (Nr. 70). P. Sarasin beschreibt für Bythinia Ectodermzellen excretorischer Natur, welche gleichzeitig mit dem Velum in Verbindung stehen. Die Velarzellen enthalten überhaupt vielfach Concremente, weshalb ihnen verschiedentlich excretorische Function zugeschrieben worden ist. Durch diese körnige Structur lassen sie sich schon sehr früh erkennen; bei Neritina sind solche körnige Zellen, welche späterhin Velarzellen entstehen lassen, schon während der Furchung in der Zahl der Mikromeren deutlich zu unterscheiden (Blochmann Nr. 7). Zwei Reihen körnchenreicher Zellen, welche dem Rande des Velums anliegen, werden auch von Joyeux-Laffuie bei Onchidium beschrieben (Nr. 51).

In so ausgeprägter Weise, wie dies bei Patella der Fall ist, kommt die Gestalt der Trochophora allem Anschein nach nur bei verhältnissmässig wenigen Gastropoden zur Ausbildung, was wohl davon herrührt, dass bei den meisten Formen ein grosser Theil der Entwicklung im Schutz der Eihüllen oder Cocons abläuft. Immerhin ist auch bei diesen Schnecken das Trochophorastadium, im einen Falle deutlicher, im anderen weniger deutlich, nachzuweisen. Bei ihnen gelangt die Larve zumeist auf einem Stadium zu freiem Leben, auf welchem ihre Gestalt schon mehrfache Modificationen durchgemacht hat. Von Patella sind die späteren Entwicklungsstadien nicht bekannt, doch bewahrt die Larve auf den mit Fuss und ziemlich weit entwickelter Schale versehenen Stadien noch immer die Aehnlichkeit mit der Trochophora, so dass man annehmen kann, dieselbe erleidet auch weiterhin keine Veränderungen, abgesehen von denjenigen, welche durch die Umwandlung in das ausgebildete Thier bedingt sind. Aehnlich scheint sich auch Fissurella zu verhalten, so viel von deren Entwicklung bisher bekannt wurde (Boutan No. 12). Bei dieser Schnecke zieht sich das Velum etwas in die Breite und nimmt damit eine mehr bilaterale Gestaltung an. Aehnliches wurde früher bereits für die Larven der Lamellibranchiaten angegeben und mit deren späteren Stadien (Fig. 557, pag. 935) zeigt die Larve von Fissu-

rella auch wirklich gewisse Aehnlichkeit, abgesehen von der hier unpaaren, dort aber zweiklappigen Schale.

Während bei den beiden zuletzt genannten primitiven Gastropodenformen das Velum keine wesentliche Differenz von den Verhältnissen zeigt, welche wir bei den Lamellibranchiern kennen lernten, erfährt es bei den meisten anderen Formen eine Veränderung seiner Gestalt, welche für die Gastropodenlarven besonders charakteristisch ist. Die bei Fissurella schon angedeutete zweitheilige Ausbildung des Velums kommt bei solchen Prosobranchiern, welche dotterreichere Eier besitzen, wie etwa Neritina, Vermetus, Fulgur, schon bei der frühen Anlage desselben zum Ausdruck, indem das Velum hier in Gestalt zweier besonders ausgezeichneter Zellreihen (Neritina) oder zweier bogenförmigen Leisten am Embryo auftritt, welche sich erst später zur Bildung des Velums vereinigen, wobei übrigens der dorsale Zusammenschluss oft sehr spät erfolgt. In seiner späteren Ausbildung erlangt das Velum sowohl bei den Prosobranchiern, wie auch besonders bei Opisthobranchiern, Heteropoden und Pteropoden durch beträchtliche Ausdehnung nach beiden Seiten hin eine zweilappige Gestalt (Fig. 595 *A*—*C*). Zugleich wird es sehr umfangreich und repräsentirt ein vorzügliches Locomotionsorgan für die Larve. Es ist mit langen starken Cilien besetzt, die in dem Einschnitt zwischen den beiden Segellappen durch weit kleinere Wimpern ersetzt sein können, so dass dadurch die Zweitheiligkeit des Velums noch mehr hervortritt (Fig. 612 pag. 1036). Man hat die mit so charakteristisch gestaltetem Bewegungsapparat versehenen Larven als Veligerstadium bezeichnet (Ray Lankester). Welchen Umfang das Velum erreichen kann, erkennt man an der Abbildung einer nicht näher bestimmten Veligerlarve eines Prosobranchiers (Fig. 594). Jeder der beiden Velarlappen zieht sich der Länge nach aus, so dass das ganze Velum wie vierlappig erscheint. Bei Atlanta ist das ebenfalls sehr umfangreiche Velum sogar sechslappig, indem jeder der beiden Seitentheile sich in drei Lappen spaltet (Fig. 607, pag. 1031).

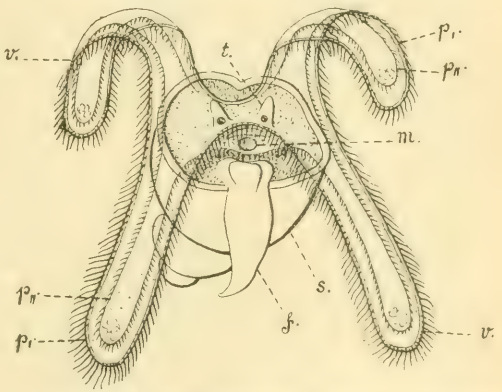


Fig. 594. Veligerlarve mit vierlappigem Velum (nach Mc Murrich).

f Fuss, *m* Mundöffnung, *p*, präoraler, *p*,, postoraler Wimperkranz, *s* Schale, *t* Fühler mit den Augen an ihrer Basis, *v* Velum.

Im Veligerstadium ist die übrige Entwicklung des Körpers bereits ziemlich weit vorgeschritten. Die anfangs napf- oder kappenförmige Schale vergrössert sich durch Ansetzen neuer Schichten, was ähnlich wie bei Dentalium und den Lamellibranchiaten am Auftreten von Zuwachsstreifen zu erkennen ist. Da dieses Zuwachsen neuer Theile aber in unregelmässiger Weise vor sich geht, d. h. die neu hinzukommenden Parthien nicht in gleicher Breite abgelagert werden und gleichzeitig auch den Biegungen folgen, welche der Eingeweidesack erfährt, so verliert die

Schale bald ihre symmetrische Gestalt und beginnt sich zu winden (Fig. 595). Der Eingeweidesack wird durch den am Schalenrand lippenförmig vorspringenden Mantelrand vom übrigen Körper, d. h. also besonders von Kopf und Rumpf geschieden. Vor dem Mantelrand tritt zumeist an der rechten Seite eine spaltförmige, sich nach hinten erstreckende Einsenkung auf, so dass der Mantel jetzt eine Höhle überdeckt. Dadurch ist die Mantelhöhle gebildet, worin später als Ausstülpungen der Körperwand die Kiemen entstehen. In die Mantelhöhle mündet der Darm. Der After entstand in Form einer am Hinterende oder etwas ventral gelegenen Einsenkung des Ectoderms. Anfangs symmetrisch gelegen,

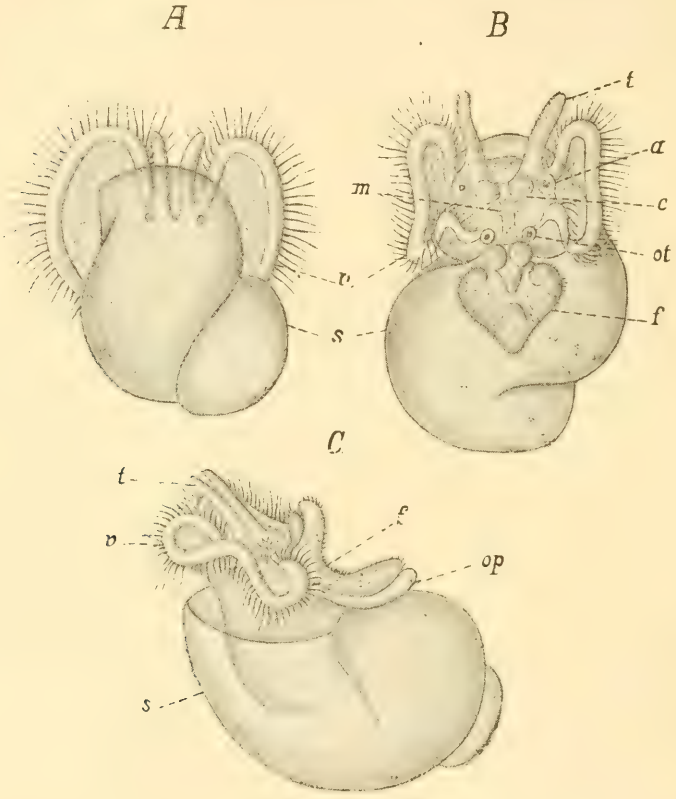


Fig. 595. *A* Embryo, *B* und *C* Veligerlarven in verschiedenen Stadien von Vermetus (nach Lacaze-Duthiers).

A vom Rücken, *B* von der Bauchfläche, *C* von der Seite gesehen.

a Augen, *c* Anlage der Cerebralganglien, *f* Fuss, *m* Mund, *ot* Otolithenbläschen, *op* Operculum (Schalendeckel), *s* Schale, *t* Fühler, *v* Velum.

wird er später gewöhnlich auf die rechte Seite verlagert und gleichzeitig nach vorn, sowie etwas dorsal verrückt. Veranlassung dazu ist die ständige und feste Bedeckung eines grossen Theils des Körpers durch die Schale (vgl. hierzu pag. 1023).

Schon früh kam der Fuss zur Anlage und er kann bei den Veligerlarven bereits eine starke Ausbildung erreichen. Seine Anlage erscheint

bei Vermetus (wenigstens im vorderen Theile) paarig (Fig. 595 *B* u. *C*). Allerdings zeigt der Fuss bei der Larve dieser Schnecke überhaupt eine complicirtere Gestaltung, wie aus der Figur 595 hervorgeht. Immerhin ist jene zweitheilige Anlage sehr beachtenswerth, da sie auch bei anderen Gastropoden, wie z. B. Patella (Fig. 591 *A*), Limnaeus (nach Ray Lankester No. 63), Succinea (F. Schmidt No. 109), in sehr frühen Stadien gefunden wird. Bei der letztgenannten Schnecke tritt der Fuss in Form zweier durch eine breite Furche getrennter Höcker auf, welche sich einander später nähern und zur Bildung des unpaaren Fusshöckers verschmelzen, ein ähnlicher Vorgang also, wie er von Patella (pag. 1007) beschrieben wurde.

Am hinteren und dorsalen Theil des Fusses wird eine Platte von ähnlicher Substanz wie die Schale abgeschieden (Fig. 595 *C, op)*; es ist dies der Schalendeckel (das Operculum). Dem Fuss liegen die Otolithenbläschen an (*B*, *ot*).

Auf dem Velarfeld erscheinen bereits in jüngeren Stadien der Veligerlarve zwei Höcker, welche sich bald in die Länge strecken und als die Tentakel zu erkennen sind (Fig. 595 *t*). An ihrer Basis entstehen die Augen (*a*). Beide Organe documentiren sich durch ihre Entstehung zweifellos als dem primären Kopfabschnitt zugehörig und speciell für die Tentakel ist es von Interesse, dass sie dieselbe Lage einnehmen wie die Kopffühler der Anneliden und Annelidenlarven (Fig. 120 *B* und 121, pag. 177).

Wenn der Fuss bereits eine ansehnliche Grösse erreicht hat und auch die übrigen Organe in ihrer Ausbildung weit fortgeschritten sind, kann das Velum noch immer vorhanden sein, doch verliert es allmählich an Umfang und wird schliesslich zurückgebildet, womit die Larve in den Zustand des ausgebildeten Thieres übergeht, welchem sie übrigens schon vorher sehr nahe stand. Vom Velum können neben dem Munde zwei rundliche mit Wimpern besetzte Lappen persistiren, wie Ray Lankester bei Limnaeus (No. 63) und Joyeux-Laffuie bei Onchidium (No. 51) beobachtete. Aus ihnen sollen die subtentaculären Lappen oder Lippententakel hervorgehen, die somit einen ähnlichen Ursprung haben würden, wie man ihn für die Mundlappen der Lamellibranchiaten anzunehmen geneigt ist (pag. 944).

Die Veligerlarven finden sich in vollkommener Ausbildung fast ausschliesslich bei den marinen Gastropoden, deren Junge auf ein längeres freischwärmendes Leben angewiesen sind. Von den im süssen Wasser lebenden Gastropoden zeigt Neritina ein Stadium mit wohl entwickeltem zweilappigen Velum, ähnlich dem von Vermetus abgebildeten (Fig. 595), doch gelangt die Veligerlarve nicht zu freiem Leben, sondern dieses Stadium wird innerhalb der Eikapsel durchlaufen. Wenn der Embryo den Cocon verlässt, zeigt er schon die definitive Gestaltung (Claparède No. 23). Neritina ist einer derjenigen Süsswasserformen, welche auch im salzigen Wasser leben können. Dieses sowie das Vorhandensein des wohl ausgebildeten Veligerstadiums weist darauf hin, dass sie dem Leben im Süsswasser noch weniger als andere Formen angepasst ist. Bei anderen Prosobranchiern des süssen Wassers, sowie bei den Wasser- und Landpulmonaten wird das Veligerstadium stark rückgebildet, doch zeigt unter den letztgenannten Gastropoden Onchidium ein ähnliches Verhalten wie Neritina.

Onchidium, eine landbewohnende Nacktschnecke, welche in der äusseren Gestaltung Aehnlichkeit mit Limax besitzt und auch ihren

inneren Organisation nach zu den Pulmonaten gestellt wird, durchläuft nicht nur ein Trochophorastadium, sondern bildet sich innerhalb der Eihülle zur Veligerform mit gewundener Schale und einem umfangreichen zweilappigen Velum aus. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird das Velum wieder zurückgebildet; nur zwei abgerundete (seitlich und etwas vor dem Munde gelegene) Lappen bleiben als Lippentaster erhalten. Der ausschlüpfende Embryo besitzt im Ganzen die Gestaltung des Mutterthieres (Joyeux-Laffuie No. 51). Das geschilderte Verhalten würde für eine Lungenschnecke sehr merkwürdig sein, wenn nicht Organisation und Lebensweise dieser Form Anhaltspunkte für die Annahme böten, dass sie von marinen Gastropoden (wohl Opisthobranchiern) abzuleiten sei. Onchidium lebt in der Küstenzone im Fluthbereich des Meeres, verborgen in Felsenspalten, wohin es auch die gallertigen Eierhaufen ablegt. Diese letzteren werden vom Seewasser bespült, und Joyeux-Laffuie brachte sie zur Entwicklung, indem er sie zeitweise direct in Seewasser, sowie in feuchter Luft hielt. Die Eier entwickeln sich also noch unter Bedingungen, welche von denen der Meeresschnecken nicht so sehr verschieden sind.

Wenn auch das Veligerstadium bei den im Süsswasser und auf dem Lande lebenden Gastropoden für gewöhnlich stark rückgebildet wird, so lassen dieselben doch die Trochophoraform in mehr oder minder deutlicher Ausbildung erkennen. Während dieselbe bei den Pulmonaten zwar auch vorhanden, aber weniger deutlich ausgeprägt ist (vgl. pag. 1047), tritt sie bei Paludina in nicht zu verkennender Weise hervor (Fig. 596), obwohl diese Schnecke vivipar ist. Es soll hier auch die Entwicklung einer derjenigen Schnecken betrachtet werden, welche ungefähr in der definitiven Gestaltung der Mutter zu freiem Leben gelangen. Da Paludina dabei, wie erwähnt, ein so charakteristisches Stadium durchläuft und da ihre Entwicklung besonders genau studirt worden ist, so halten wir uns an diesen Prosobranchier. Untersucht wurde die Paludina-Entwicklung hauptsächlich von Leydig (No. 68), Ray Lankester (No. 64), Bütschli (No. 18) und v. Erlanger (No. 27), doch besitzen wir ausserdem noch Beobachtungen von Rabl (No. 92) und Blochmann (No. 8) über diesen Gegenstand.

Die Entwicklung von Paludina. Paludina vivipara besitzt eine Anfangs beinahe kugelförmige, später etwas abgeflachte Blastula mit deutlicher Furchungshöhle. Die Abflachung vollzieht sich in Verbindung mit der Gastrulation, während welcher die Furchungshöhle fast gänzlich durch den Urdarm verdrängt wird, so dass hier ein ähnliches Stadium wie bei anderen Gastropoden, speciell Firoloides (Fig. 584 *B* pag. 999) zu Stande kommt. Die ungefähr nierenförmig gestaltete jüngere Gastrula mit weitem Blastoporus weitet sich aus und erhebt sich ebenfalls ähnlich wie bei Firoloides (Fig. 584 *C*) zu einer etwa glockenförmigen Gestalt. Der Blastoporus verengert sich in Form eines Spaltes.

Ueber die Bildung des Mesoderms haben wir früher schon gehandelt und müssen uns in dieser Beziehung mehr an Bütschlis ältere Angaben halten, nach denen das Mesoderm im Gastrulastadium in Form zweier Anfangs aus wenig Zellen bestehenden, später umfangreicheren Mesodermstreifen vorhanden ist (Fig. 596 A), also ein ähnliches Verhalten wie bei anderen Gastropoden zeigt (vgl. hierzu pag. 1003). Schon bald verfallen die Mesodermstreifen grösstentheils ihrer Auflösung in einzelne Zellen, die sich unregelmässig in der Furchungshöhle vertheilen.

Der Embryo ist unterdessen auf das Stadium der Trochophora gelangt. In seinem Umkreis differenzirten sich zwei Reihen besonders grosser Ectodermzellen, indem sie sich mit Wimpern bedeckten. So kam der präorale Wimperkranz zu Stande, welcher das durch Vermehrung der Zellen umfangreicher werdende Scheitelfeld umgrenzt (Fig. 596 *A*). Der Blastoporus bezeichnet das Hinterende des Embryos, doch wird er in Folge eines etwas stärkeren Wachsthums und dadurch bewirkter Ausbauchung der Ventralfläche etwas dorsal verschoben. Der Blastoporus soll bei Paludina erhalten bleiben und in den After übergehen, wie man glaubt (Bütschli, v. Erlanger). Doch ist auch angegeben worden, dass der Blastoporus zum Schluss gelangt (Rabl), und dass Mund und After nur in indirecter Beziehung zum Urmund stehen, so wie wir dies noch zu besprechen haben werden (vgl. pag. 1019). Ein am Rücken vor dem Blastoporus gelegenes umfangreiches, aus hohen Ectodermzellen bestehendes und etwas eingesenktes Feld (Fig. 596 *B*, *sd*), repräsentirt die Schalendrüse, über welcher bald das Schalenhäutchen auftritt. Eine an der

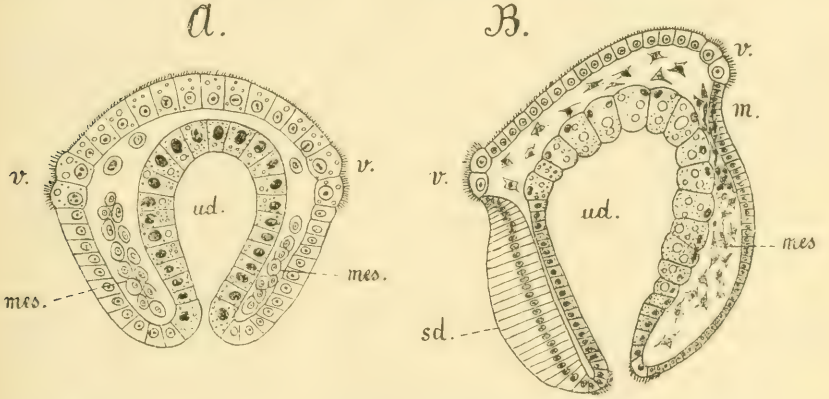


Fig. 596. *A* und *B* Frontal- und Sagittalschnitt zweier verschieden alter Embryonen von Paludina vivipara (nach Untersuchungen von Tönniges).

m Gegend des erst später entstehenden Mundes, *mes* Mesodermstreifen (in *A*) und verstreute Mesodermzellen (in *B*), *sd* Schalendrüse, *ud* Urdarm, *v* Velum.

Ventralseite hinter dem Wimperkranz auftretende Ectodermeinsenkung *(m)*, die sich später mit dem Urdarm verbindet, liefert den Vorderdarm. In diesem Stadium hat die vordere Parthie des Embryos ihre frühere glockenförmige Gestalt verloren und sich mehr abgeplattet (Fig. 596 *B*). Das Mesoderm hat seine regelmässige Anordnung aufgegeben und sich grösstentheils in Form einzelner spindelförmiger Zellen in der primären Leibeshöhle vertheilt. Seine weitere Ausbildung soll später besprochen werden, doch ist schon eines vom Mesoderm gebildeten Organes hier zu gedenken, da es nur larvalen Charakter besitzt, nämlich der Urnieren.

Die **Urnieren** entstehen aus je einem compacten Haufen von Mesodermzellen, welcher zu beiden Seiten des Embryos hinter dem Velum gelegen ist. In dem Zellenhaufen entsteht ein Lumen, und indem er sich ein wenig in die Länge streckt, nimmt er die Form eines kurzen Schlauches an, welcher an das Ectoderm anstösst, mit diesem verschmilzt und dadurch nicht weit hinter dem Velum eine Oeffnung nach aussen gewinnt. Später senkt sich hier das Ectoderm etwas ein; bei Bythinia wird

diese Ectodermeinstülpung sogar sehr tief und bildet den längeren distalen Theil der Urniere (v. Erlanger). Die Innenfläche des Schlauches bekleidet sich (zumal am blinden Ende) mit Wimpern. Die Urniere von Paludina bleibt nur kurz, während sie bei den Pulmonaten als langer, gebogener Schlauch erscheint. Dieser soll übrigens eine innere Oeffnung besitzen, d. h. mit der (primären) Leibeshöhle communiciren (vgl. pag. 1050). Bei Paludina und Bythinia konnte sich v. Erlanger von dem Vorhandensein einer solchen Oeffnung nicht mit Bestimmtheit überzeugen, und aus dem Verhalten der Urnieren bei den Anneliden könnte man schliessen, dass eine solche innere Mündung fehlt und die beiden Urnierenschläuche blind endigen. In früheren Stadien ist dies gewiss der Fall. Am inneren Ende sitzt den Urnieren ein Bündel von Spindelzellen an, welche jedenfalls an das Ectoderm reichen und den Nierenschläuchen als Aufhängeband dienen. Die Urniere erreicht ihre höchste Ausbildung auf dem schon ziemlich späten Stadium der Fig. 639, pag. 1080 und gelangt später zur Rückbildung (Bütschli, v. Erlanger).

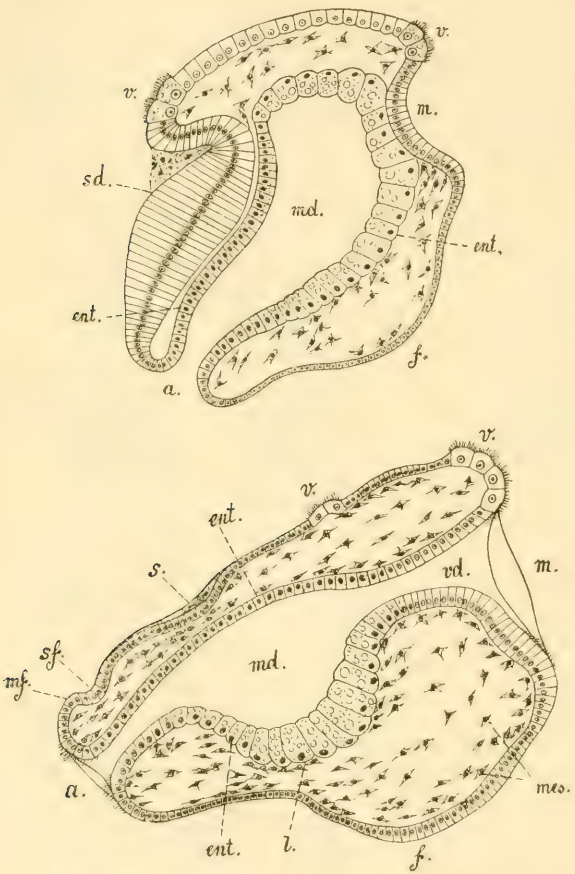


Fig. 597 und **598.** Zwei Embryonen von Paludina vivipara im Sagittalschnitt (nach Untersuchungen von Tönniges).

a After, *ent* Entoderm, *f* Fussanlage, *l* Leberanlage, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesodermzellen, *mf* Mantelfalte in der ersten Andeutung, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sf* Schalenfalz, *v* Velum.

Die Trochophoraform des Embryos wird jetzt besonders dadurch modificirt, dass als eine mächtige Vorwulstung an der Bauchfläche der Fuss entsteht (Fig. 596 *B* u. 597 *f*). Mit seinem Auftreten und seiner Vergrösserung erfolgt eine beträchtliche Verschiebung der übrigen Körperparthien (Fig. 596 *B*—598). Der präorale Theil plattet sich noch mehr ab. Der Mund rückt an das Vorderende, und das Velum erscheint schliesslich ganz dorsal verlagert (Fig. 598). Der After liegt an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Ende des Embryos. Auch die Schalendrüse erscheint in anderer

Gestalt. Sie hatte sich ziemlich tief eingesenkt, und in ihr war der von Bütschli beschriebene bräunlich gefärbte „Chitinpfropf" aufgetreten (Fig. 597). Ihr Epithel war in diesem Stadium ausserordentlich dick. Wenn sie sich mit dem fortschreitenden Wachsthum des Embryos ausgleicht, verliert das Epithel bedeutend an Stärke und ist sogar schliesslich recht dünn (Fig. 598). In diesem Stadium bemerkt man über der nur noch schwach eingesenkten Schalendrüse ausser den Resten des Chitinpfropfes das Schalenhäutchen (*s*). Die Schale selbst erfährt eine stärkere Ausbreitung über die Rückenfläche. Wo ihr Rand dem Ectoderm aufliegt, erscheint dieses noch immer verdickt. Diese Verdickung ist jedenfalls für das Weiterwachsthum der Schale wichtig. Hier schliesst sich als eine Erhebung des Ectoderms die Mantelfalte an (Fig. 598 *mf*). Sie liegt zunächst über dem After und erhebt sich noch wenig über das Niveau der Körperoberfläche. Wenn der After mit dem bedeutenderen Wachsthum der hinteren Rückenparthie mehr nach vorn verschoben wird (Fig. 599 *A*), wächst auch die Mantelfalte weiter vor, oder es senkt sich auch die Körperoberfläche in dieser Gegend und vor dem After etwas ein, wodurch hier eine Vertiefung entsteht, die Anlage der Mantel- oder Kiemenhöhle (Fig. 599 *A mh*). In diese Grube kommt schon jetzt die Afteröffnung zu liegen.

Bezüglich der Ausbildung der inneren Organe muss bereits hier erwähnt werden, dass sich die Verschmelzung von Vorder- und Mitteldarm vollzogen hat (Fig. 598). An seinem mittleren ventralen Theil kommt als weite sackförmige Ausstülpung die Leber zur Anlage (Fig. 598 u. 599 *A*). Als Ausstülpung des Vorderdarmes entsteht die Zungentasche. Von den sich jetzt ebenfalls differenzirenden mesodermalen Gebilden (Pericardium, Herz, Niere, Fig. 599) überwiegen die der rechten Seite, so dass sich in diesen inneren Bildungsvorgängen eine starke Asymmetrie des Embryos zu erkennen giebt. Der Enddarm, welcher früher direct nach hinten verlief, stellt sich in Folge der erwähnten Verlagerung des Afters im rechten Winkel zur Längsaxe und verläuft später schräge nach der rechten Seite hin.

Die innere Asymmetrie geht der äusseren voraus und ist daher schon zur Erklärung des asymmetrischen Körperbaues benützt worden (bei Bythinia von P. Sarasin No. 101). Wenn wir vorher von einer Verlagerung des Afters sprachen, so ist dies eigentlich nicht ganz richtig, indem die Entfernung zwischen Mund und After ungefähr die gleiche bleibt. Dagegen erfährt Anfangs die Rückenfläche und später besonders die linke hintere Parthie ein bedeutendes Wachsthum. Wenn die zwischen Mund und After gelegene Strecke im Wachsthum innehält, so wird nunmehr eine ansehnliche Vergrösserung der hinteren Parthie erzielt (Fig. 599 *A—C*), und es ergiebt sich daraus, dass jene im Wachsthum zurückgebliebenen Theile jetzt mehr dem Vordertheil des weit grösser gewordenen Körpers angehören. Bütschli hat diesen Vorgängen bei Paludina besondere Aufmerksamkeit gewidmet (No. 19). Die linke hintere Parthie wird in Folge der geschilderten Wachsthumsvorgänge stark aufgetrieben, wodurch es zur Bildung des nach links hinten gerichteten Eingeweidesackes und gleichzeitiger (scheinbaren) Verschiebung des Afters mit der umliegenden Parthie nach rechts vorne kommt. Die Auftreibung der hinteren dorsalen Körperparthien zur Bildung des Eingeweidesackes ist durch das fortschreitende Wachsthum der inneren Organe bedingt. Ueber die Ursache der asymmetrischen Gestaltung des Körpers soll später noch Einiges hinzugefügt werden (pag. 1021).

Es wurde oben gezeigt, dass die Afteröffnung in der Mantelhöhle liegt. Diese letztere hat sich während der geschilderten Vorgänge durch Abheben und Vorwachsen des Mantelrandes vertieft, doch wird auch sie bald durch jene asymmetrische Ausbildung des Embryos beeinflusst. Man bemerkt schon bald, dass die an der rechten Seite gelegene Parthie der Mantelhöhle viel tiefer erscheint als die linke. Sie beschränkt sich in Folge jener Drehung des Embryos bald fast ganz auf die rechte Seite. Hier mündet dann nicht nur der Enddarm in sie ein, sondern auch die Ausführungsgänge der unterdessen zur Ausbildung gelangten definitiven Niere und der Genitalorgane öffnen sich in sie. Später breitet sich die Mantelhöhle auf den Rücken und hinüber nach der linken Seite aus. Dem Mantel liegt die Schale auf, welche aus ihrer anfänglich flachen in eine mehr gewölbte Form übergeht, bis sie ziemlich tief napfförmig wird (Fig. 599 *A* u. *B*), und endlich in Folge ihres einseitigen Wachsthums eine gewundene Form annimmt (vgl. unten pag. 1024).

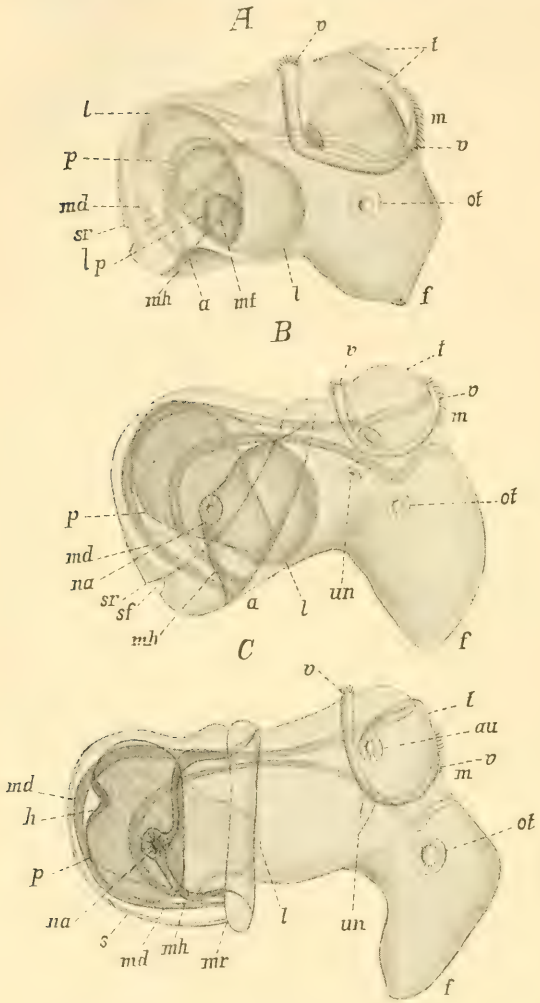


Fig. 599. *A—C* Embryonen von Paludina vivipara in verschiedenen Altersstadien (nach v. Erlanger).

a After, *au* Auge, *f* Fuss, *h* Herz, *l* Leber, *lp* linkes Pericardium, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *mr* Mantelrand, *na* Nierenausführungsgang, *ot* Otocyste, *p* Pericardium, *s* Schale, *sf* Schalenfalz, *sr* Schalenrand, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum.

Während der besprochenen Vorgänge hat auch der vordere Körpertheil des Embryos wesentliche Veränderungen erlitten. Das Velum trat mehr und mehr zurück, der Fuss hingegen nahm an Umfang mächtig zu (Fig. 599 *A—C*). An seiner Basis traten als Ectodermeinsenkungen, die sich bald zu Bläschen abrundeten, die Otolithenblasen auf (*ot*). An der hinteren dorsalen Parthie des Fusses wird auf eine der Schalenbildung ähnliche Weise der Schalendeckel aus-

geschieden (Fig. 639 *op* pag. 1080 und Fig. 632 *A*, *op* pag. 1072). Auf dem Velarfeld entstanden als zwei sehr umfangreiche Wulstungen, welche sich bald erhoben und dadurch zapfenförmig wurden, die Fühler (Fig. 599 *A—C*, *t*). An ihrer Basis traten die Augen auf. Beide Gebilde sind im Stadium der Figur 599 als dem Velarfeld angehörig zu erkennen, da der Wimperkranz noch als schmales Band vorhanden ist. Man kann es in diesen späteren Stadien, wenn es entsprechend der Ausgestaltung des Körpers eine beinahe zweitheilige Form angenommen hat, mit dem freilich viel deutlicher zweilappig gestalteten Segel der Veligerlarven mariner Gastropoden vergleichen.

Die weitere Ausbildung des Embryos ist hauptsächlich durch das Auswachsen des Eingeweidesackes in Folge der zunehmenden Vervollständigung der inneren Organe, sowie durch die Vergrösserung des Fusses und auch der Fühler bedingt. Sie ergiebt sich am besten aus einer Vergleichung der Figuren 599 mit Fig. 639 u. 640, pag. 1080.

Am Schlusse dieses Abschnittes müssen wir noch einige morphologische Verhältnisse besprechen, welche früher nicht die ihrer Bedeutung zukommende Berücksichtigung finden konnten. Zunächst betrifft dies **die Gestaltung und Umbildung des Blastoporus.** Als einfachstes Verhalten desselben wird angegeben, dass er als rundliche Oeffnung am vegetativen Pol auftritt. Diese Oeffnung kann, ohne wesentliche Veränderungen ihrer Gestalt zu erleiden, nur bei allmählicher Verengerung direct in den Mund übergehen. Allerdings betheiligt sich dabei wohl regelmässig eine Ectodermeinsenkung, welche den eigentlichen Blastoporus eine Strecke nach innen schiebt. Ein derartiger directer Uebergang des Blastoporus wird von Bobretzky für Fusus und von Fol für Pteropoden und Heteropoden angegeben. Die Verengerung kann übrigens bis zum directen Schluss des Blastoporus fortschreiten, worauf an derselben Stelle das Stomodaeum sich einsenkt, wie dies bei Nassa und Neritina der Fall ist (Bobretzky, Blochmann). Die Stelle, an welcher der Schluſs des Blastoporus erfolgt und an welcher der definitive Mund liegt, entspricht nicht mehr dem vegetativen Pol, d. h. dem vom animalen Pol abgewendeten Ende des Embryos, sondern sie ist durch die seither am Embryo stattgefundenen Wachsthumsvorgänge etwas gegen den animalen Pol hingerückt und findet sich hinter dem Velum. Dieses letztere Verhalten weist bereits auf diejenige Gestaltung des Blastoporus hin, welche bei den Gastropoden die bei Weitem häufigste sein dürfte. Auch hier zeigt der Urmund Anfangs eine runde Form und kann von ziemlicher Weite sein. Mit der im letzteren Falle bald erfolgenden Verengerung nimmt er dann eine spaltförmige Gestalt an. Aehnliches geht aus den früher von Planorbis, Patella, Paludina und anderen Gastropoden geschilderten Verhältnissen hervor. Der spaltförmige Blastoporus schliesst sich von hinten nach vorn, und sein Vorderende geht entweder direct in den Mund über, wie es bei Planorbis, Limnaeus und Patella der Fall sein soll (Rabl, Ray Lankester, Wolfson, Patten) oder er schliesst sich völlig, und an dem zuletzt zum Schluss gelangenden Punkt entsteht dann die Ectodermeinsenkung, welche den Vorderdarm liefert. So verhält es sich bei Aplysia, Bythinia und Crepidula (Blochmann, Sarasin, v. Erlanger, Conklin). Stets ist die Bildung des definitiven Mundes mit einer Einstülpung des Ectoderms verbunden.

In den zuletzt betrachteten Fällen scheint der Urmundspalt, wenn man ihn von seinem hinteren bis zum vorderen Ende offen denkt, die ganze Länge der späteren Ventralfläche einzunehmen. Sein Hinterende entspricht wohl ungefähr noch dem früheren vegetativen Pol, sein Vorderende liegt dicht hinter dem Velum. Während nun die hintere Parthie des Blastoporus in allen bisher bekannten Fällen zum Schlusse kommt, soll bei Paludina die hintere Parthie persistiren und in ähnlicher Weise den After liefern, wie in den früheren Fällen aus der vorderen Parthie der Mund entstand. Dieser Vorgang ist bereits früher (pag. 1015) besprochen worden. Wenn er sich wirklich derartig abspielt, so muss zu seiner Erklärung die schon von Bütschli vertretene Auffassung herangezogen werden, wonach sowohl die Mund- wie die Afteröffnung durch Differenzirung des Urmundes entsteht. Einen Hinweis darauf fand Bütschli in Ray Lankester's Beobachtung an Limnaeus, wonach bei dieser Form der spaltförmige Blastoporus, dessen Vorderende zum Mund wird, bis in die Gegend des Afters reicht. Seither haben sich noch mehr Fälle ergeben, in denen gewisse Beziehungen des Afters zum Blastoporus vorhanden sind. So schildert v. Erlanger den Urmund der Bythinia als einen Spalt, dessen Hinterende dort liegt, wo später der After gebildet wird (Fig. 636 *B*, pag. 1077), und auch für Paludina selbst scheint es zweifellos, dass der schlitzförmige Urmund bis ziemlich an das Velum heranreicht, welche Stelle dem in späteren Stadien gebildeten Munde entspricht. Beweisender noch ist das Verhalten einiger Opisthobranchier (Doris, Aplysia nach Langerhans und Blochmann), bei welchen die Analzellen direct am Hinterende des ebenfalls spaltförmigen Blastoporus gefunden werden. Von diesen beiden Zellen wird noch zu erwähnen sein, dass sie bei verschiedenen Gastropoden in auffälliger Weise schon frühzeitig die Lage des Afters kennzeichnen (pag. 1030, 1035 und 1043). Sie zeigen die gleiche Lage wie die bei Patella hinter dem Blastoporus auftretenden zwei Zellen (pag. 1006). Das Vorderende des Blastoporus wird auch bei den genannten Formen zum Mund, so dass die Beziehungen desselben zu Mund und After in diesem Fall besonders deutlich zum Ausdruck kommen und das scheinbar völlig abweichende Verhalten von Paludina damit eine Erklärung findet.

Man hat bei den Gastropoden mehr als bei anderen Formen auf die Gestaltung und Umwandlung des Urmundes geachtet, weshalb wir diesen wichtigen Verhältnissen eine besondere Betrachtung widmeten. Es lag nicht in unserer Absicht, eine erschöpfende Darstellung der darüber vorhandenen Beobachtungen zu geben, aus dem Grunde, weil dieselben zum Theil wenig verlässlicher Natur sind. Wir griffen daher nur diejenigen Angaben heraus, welche einigermassen begründet erscheinen, obwohl auch sie zum nicht geringen Theil einer genaueren Prüfung bedürftig sind. Es dürfte aber jedenfalls zweifellos aus ihnen hervorgehen, dass bei den Gastropoden der Blastoporus Beziehung zu Mund und After besitzt. Demnach liegen bei den Mollusken ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie früher von den Arthropoden kennen lernten, bei denen ebenfalls Mund und After entweder direct oder indirect zum Urmund in Beziehung stehen (vgl. pag. 892). Bezüglich des Verhaltens von Paludina sei an die Echinodermen erinnert, bei denen der Blastoporus direct zum After wird (pag. 261). Zurückzuführen sind die Verhältnisse der Gastropoden aber jedenfalls auf entsprechende Vorgänge, welche wir bei der Bildung der Annelidentrocho-

phora kennen lernten (pag. 173 ff.). Dort liegt der Blastoporus anfangs am vegetativen Ende des Embryos. Er streckt sich sodann und reicht über die ganze Länge der allerdings nicht sehr umfangreichen Ventralfläche. Wenn er sich von hinten nach vorn schliesst, geht sein Vorderende in den Mund über, welcher letzterer hinter dem präoralen Wimperkranz liegt, ähnlich wie wir dies von den Gastropoden beschrieben. Der After aber entsteht an dem hinteren Ende der Larve, welches früher dem vegetativen Pol und damit der Lage des Blastoporus entsprach. Diese Verhältnisse sind also offenbar denen bei den Mollusken sehr ähnlich.

Durch die letzteren Betrachtungen werden wir auf **die Gestaltveränderungen der Embryonen in jungen Stadien** geführt. Am ungefurchten und sich furchenden Ei der Gastropoden unterschieden wir den animalen und vegetativen Pol. Es scheint, dass die Lage des Blastoporus dem vegetativen Pol entspricht. Der in die Länge gestreckte Blastoporus bezeichnet die Ventralfläche, während der animale Pol, wie es scheint der Dorsalfläche angehört. Es scheint, dass die am animalen Pol gelegene Ectodermpartie später mehr nach vorn hin verlagert wird. In ihrer Umgebung entsteht das Velum. Die durch den animalen und vegetativen Pol früher Stadien gelegte Axe entspricht also bei den Gastropoden nicht, wie man glauben könnte, der durch Scheitelplatte und After gehenden Axe der Larve, sondern bildet einen grösseren oder geringeren Winkel mit ihr. Dass die Axen schon früh am Embryo festgelegt sein sollen, wurde bereits erwähnt (pag. 993). Die Gestaltung der Embryonen erfährt durch bedeutendere Einlagerung von Dottermasse in das Ei gewisse Modificationen. Wenn Fol die Schalendrüse der Pteropoden am animalen Pol entstehen lässt, so bedarf dies noch genauerer Untersuchung. Auffallend ist, dass sie bei den Cephalopoden wirklich eine derartige Lagerung zeigt. Davon soll später noch die Rede sein. Die Schalendrüse liegt bekanntlich am Rücken des Embryos, während an dessen Ventralseite zwischen Mund und After der Fusshöcker entsteht. Ihrer Anlage nach sind die Embryonen bezw. Larven der Gastropoden ganz symmetrisch; erst später kommt durch die zum Theil schon erwähnten oder noch zu besprechenden Verschiebungen der inneren und äusseren Organe die **Asymmetrie des Körpers** zu Stande.

Die Ausbildung der Körpergestalt durchläuft in der Ontogenie jedenfalls einen Weg, wie den, welcher von den Gastropoden bis zur Erreichung ihrer jetzigen asymmetrischen Form durchgemacht wurde. Es ist zweifellos, dass die Gastropoden von symmetrischen Formen herstammen, denn wir sehen die übrigen Angehörigen des Molluskenstammes, welche jedenfalls die gleichen Vorfahren hatten, symmetrisch entwickelt. Die Ontogenie bestätigt dies, indem die Symmetrie lange Zeit erhalten bleibt. Später geht sie durch ungleiches Wachsthum der verschiedenen Körperregionen verloren. Es ist zumal die linke Seite, welche stärker wächst, und so kommt es, dass die hinteren Parthien (besonders der After und die ihn umgebenden Organe) nach vorn rechts verlagert werden, obwohl, oder besser, weil sie ihre Entfernung vom Vorderende beibehalten, das heisst die zwischen ihnen und dem Mund gelegene Strecke kein Wachsthum zeigt. Diese Erscheinungen sind von den verschiedenen Forschern, welche die Entwicklungsgeschichte der Gastropoden behandelten, geschildert worden (P. Sarasin, Fol, Bobretzky u. A.). Sodann hat Spengel (No. 122) dieselben an ausgebildeten Thieren zum Gegenstand einer eingehenden Betrachtung gemacht, und später gab besonders Bütschli eine genaue Darstellung der betreffenden Verhältnisse (No. 19). Neuer-

dings hat Lang (No. 61) in phylogenetischer Hinsicht diese Erklärungsversuche weiter geführt.

In der Ontogenie wie in der Phylogenie beruht die Asymmetrie jeden-

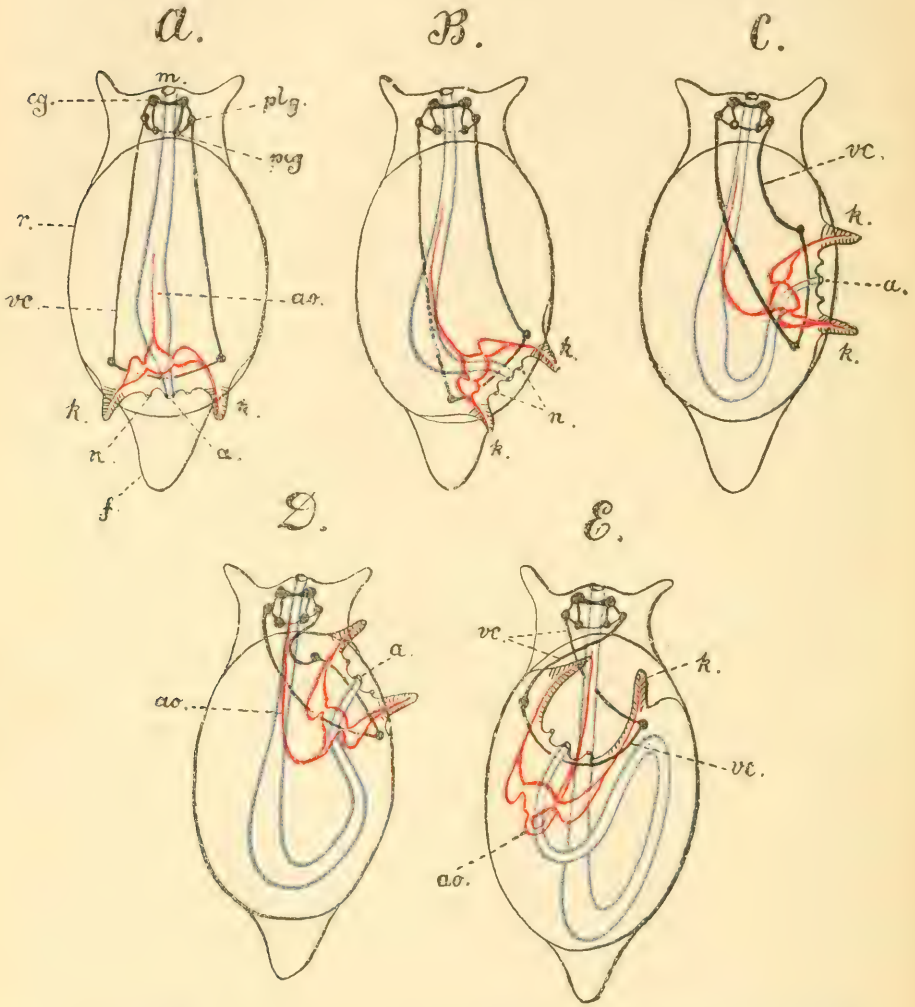


Fig. 600. *A—E* Schematische Darstellung der Verschiebung des Pallealcomplexes im Hinblick auf die Erwerbung der Asymmetrie des Gastropodenkörpers (in Anlehnung an Bütschli und Lang).

Der Pallealcomplex rückt auf der rechten Seite nach vorn. In *E* hat er die Medianlinie überschritten, und hier hat sich die Mantelhöhle tiefer eingesenkt. Die Kiemen versenkten sich durch Auswachsen nach hinten tiefer in dieselbe, Herz, Vorhöfe und vordere Aorta sind roth gehalten, der Darmkanal blau.

a After, *ao* vordere Aorta, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *k* Kiemen, *m* Mund, *n* Nierenöffnungen, *peg* Padalganglion, *plg* Pleuralganglion, *r* Rand von Mantel und Schale, *vc* Visceralcommissur.

falls auf einem starken Auswachsen der einen, gewöhnlich der linken Seite und der dadurch bedingten Verschiebung der hinteren linken

Parthie nach rechts und der gesammten hinteren Gegend nach vorn. Man geht hierbei von einem sehr einfach gebauten, chitonähnlichen Mollusk aus, dessen Rücken wenig erhaben und von einer flachen Schale bedeckt ist. Der Fuss ragt noch wenig über dem Eingeweidesack vor. Der After liegt am Hinterende, daneben die Oeffnungen der Nephridien und die Kiemen (Fig. 600 *A*). Auch die Mantelhöhle, welcher diese Gebilde angehören, findet sich am Hinterende. Wie man sich das Vorrücken des hinteren Organ- (Palleal-) complexes nach rechts und vorn vorstellen kann, ergiebt sich am besten aus einer Betrachtung der Figuren 600 *A—E*, welche die Umlagerung der Organe in schematischer Weise darstellen (Bütschli, Lang). Die Asymmetrie, welche durch Vorrücken des Pallealcomplexes bis in die Nähe des Vorderendes erzeugt wird (*D*), findet sich bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten; wenn der Pallealcomplex in seinem Vorrücken die Medianlinie überschreitet (*E*), wie dies bei den Prosobranchiern (incl. Heteropoden) der Fall ist, kommt es zur Kreuzung der Pleurovisceralcommissuren (Chiastoneurie, Fig. 600 *E*), welche bei den vorher genannten beiden Abtheilungen nicht vorhanden ist und einen besonders hohen Grad der Asymmetrie anzeigt.

Die Ursache der Asymmetrie ist in der Lebensweise der Gastropoden d. h. in der Ausbildung ihres Fusses zu einem umfangreichen Kriechorgan bei gleichzeitiger Bedeckung des Körpers mit einer Schale zu suchen. Anfangs war die Masse der Eingeweide jedenfalls ziemlich gleichartig im Körper vertheilt, und dieser wurde nur von einer flachen Schale überdeckt. Diese Ausgangsformen glichen wohl am ehesten den Chitonen, abgesehen von der Gliederung, welche die Schale derselben besitzt. Um den mit Tastorganen und Mund versehenen Kopf freier, den Fuss umfangreicher und auch ihn unabhängig von dem übrigen Körper zu machen, zog sich dieser auf einen beschränkteren Theil des Körpers zurück. So kam es zur Bildung des hohen Eingeweidesackes. Auf diesen besonders schutzbedürftigen Theil beschränkte sich auch die Schale, doch konnten Kopf und Fuss noch in sie eingezogen werden, weshalb sie einen grösseren Umfang bewahren musste, als dies bei einer blossen Schutzdecke nöthig gewesen wäre. Es musste jetzt also nicht nur der hohe Eingeweidesack, sondern auch ein verkalktes Gehäuse für den ganzen Körper von dem Thier getragen werden. Wenn diese schwere Masse zu hoch wurde, musste sie sich neigen und zwar nach hinten, weil dies für die Vorwärtsbewegung des Thieres am wenigsten hinderlich war. Da sich aber am Hinterende die Mantelhöhle mit wichtigen Organen (Kiemen, Ausmündung des Darmkanals, der Nieren und Genitalien) befanden, so wurde diese Lagerung der geneigten Visceralmasse zunächst unmöglich, und sie erfolgte jedenfalls nach der Seite hin. Bei einem derartigen seitlichen Vorstehen des Sackes war aber die Bewegung zu stark gehindert, und die Masse suchte sich doch nach hinten zu richten. Nehmen wir an, der Eingeweidesack sei nach links geneigt gewesen, so wird durch den nunmehr von der linken Seite her nach hinten gerichteten Druck der Pallealcomplex nach der rechten Seite hin gedrängt. Hierin liegt also die Ursache seiner früher beschriebenen Verschiebung nach rechts und vorn (Fig. 600). In der Ontogenie spricht sich dieser Vorgang durch ein stärkeres Wachsthum der linksseitigen hinteren Parthien aus, wodurch die Auftreibung des Eingeweidesackes

gebildet wird und die Verlagerung des Afters nach vorn erfolgt (vergl. pag. 1017).

Es könnte nicht Wunder nehmen, wenn durch den Druck der sich neigenden Visceralmasse und Schale nicht nur die genannte Verschiebung einträte, sondern auch Rückbildungen einzelner Organe stattfänden. So leitet denn auch Lang das Fehlen des ursprünglichen linksseitigen Pallealcomplexes (der linken Kieme, Nierenöffnung etc.), wie es bei verschiedenen Gastropoden z. B. den Opisthobranchiern vorkommt, darauf zurück, dass die linke Seite einem besonders starken Druck ausgesetzt war, wodurch jene Organe in ihrer Function gehindert wurden und verkümmerten. In anderen Fällen (Haliotis) soll die rechte (ursprünglich linke) Kieme weniger umfangreich sein als die linke (ursprünglich rechte), und dasselbe gilt für die Nieren derjenigen Gastropoden (Haliotis, Patella etc.), bei welchen dies Organ paarig ist.

Mit der Neigung des Eingeweidesackes entsteht wohl von selbst die Krümmung desselben. Lang führt dies mit Recht darauf zurück, dass die Oberseite stärker wachsen muss, damit Zerrungen vermieden werden. So kommt schliesslich die spiralige Aufrollung des Sackes zu Stande, welcher auch die Schale in ihrer Gestaltung folgt. Bei den nach links sich neigenden Schalen ist auch nach dieser Seite hin ein weiteres Feld für die Ausbreitung gegeben, zumal dann, wenn sich Schale und Eingeweidesack nach hinten richten. Durch dieses ungleichartige Auswachsen ist die Bildung der sog. rechtsgewundenen Schalen bedingt. Für die linksgewundene Schale muss eine anfängliche Neigung nach der rechten Seite angenommen werden. Im Uebrigen ist der Vorgang derselbe. Welche Ursachen die Neigung nach der einen oder der anderen Seite bedingen, ist schwer zu entscheiden und zur Zeit wohl kaum bekannt.

Einige links gewundene Schnecken zeigen dieselbe Anordnung der inneren Organe wie die gewöhnlichen rechts gewundenen Formen. Es handelt sich hierbei um eine falsche Linkswindung, von der man annimmt, sie sei auf die Weise zu Stande gekommen, dass sich die Spira einer rechts gewundenen Schale abflachte, bis sie in einer Ebene lag, worauf dann die Spira an der Nabelseite wieder durchbrach und so eine äusserlich links gewundene Schnecke zu Stande kam (Simroth, v. Jhering, Lang, No. 61). Ein Hinweis auf diesen Vorgang ist darin zu finden, dass die Pteropoden mit linksgewundener Schale, welche im Uebrigen den Bau rechtsgewundener Formen zeigen, das spiralige Operculum ebenfalls links gewunden aufweisen, während spiralige Opercula sonst regelmässig die entgegengesetzte Windungsrichtung wie die Schale zeigen (Pelseneer, No. 86).

Die Asymmetrie der Gastropoden kann zum Theil wieder aufgegeben werden und, wenigstens äusserlich, einer ziemlich symmetrischen Gestaltung weichen. So verhält es sich z. B. bei Formen, welche sich wie die Pteropoden einer freischwimmenden Lebensweise angepasst haben. Hier tritt also die Hauptursache der Asymmetrie, welche wir in der kriechenden Lebensweise bei Ausbildung einer deckenden Schale erkannten, in den Hintergrund. Dass aber auch solche Schnecken sich der symmetrischen Gestaltung wieder nähern, welche zwar eine kriechende Lebensweise führen, aber die Schale ganz oder theilweise rückgebildet haben, wie dies bei Onchidium und den Limaciden der Fall ist, weist darauf hin, welche wichtige Rolle die Bedeckung des Körpers mit der Schale bei diesen Vorgängen spielt.

5. Die Ausbildung der äusseren Körperform in den verschiedenen Abtheilungen der Gastropoden.

A. Prosobranchier.

Von der Ausbildung der Larvenformen der Prosobranchier und ihrem Uebergang in den ausgebildeten Zustand ist schon verschiedentlich die Rede gewesen[1]), so dass damit die Hauptpunkte, die Entwicklung der Trochophora- und Veligerform und deren Umwandlung in das fertige Thier schon erledigt sind, doch kommen auch bei den Prosobranchiern, zumal in Bezug auf die früheren Entwicklungszustände, gewisse Abweichungen vor, welche eine Modification der äusseren Körperform veranlassen und daher noch eine besondere Betrachtung verlangen.

Es wurde schon früher (pag. 997 und 1000) erwähnt, dass die Eier mancher Gastropoden sehr dotterreich werden, was nicht nur auf die Bildung der Keimblätter, sondern auch auf die Ausbildung der äusseren Körpergestalt von Einfluss ist. So verhält es sich z. B. bei Nassa, Fusus, Fulgur, Natica u. a. Schon bei Vermetus, dessen Veligerstadium wir kennen lernten (Fig. 595), kommt die Trochophoraform nicht mehr recht deutlich zur Ausbildung. Das Velum macht sich zunächst nur in Form zweier geschwungener Zellbänder am Vorderrande der Ventralfläche bemerkbar, und in seiner Nähe treten die Fühleranlagen, dicht hinter ihm der Mund und die Wulstung des Fusses auf. Der letztere kommt bereits zur Anlage, wenn das Velum erst wenig entwickelt und dorsal noch lange nicht geschlossen ist. Die Anlagen der Organe sind also hier (mit Ausnahme der dorsal gelegenen Schalendrüse) auf einen beschränkten Theil des recht umfangreichen Embryos zusammengedrängt. Weit mehr ist dies der Fall bei noch dotterreicheren Eiern, wie z. B. bei denen von Fulgur (Mc Murrich, No. 70). Die ersten Anlagen der Organe sind hier so an einander gedrängt, dass man beinahe von einer Keimscheibe gegenüber der umfangreichen Dottermasse des Eies sprechen kann. Damit würden also ähnliche Verhältnisse eingeleitet, wie wir sie in weit extremerem Maasse bei den Cephalopoden wieder antreffen werden. Spricht man doch auch bei diesen dotterreichen Eiern von einem „Blastoderm", welches den Dotter, d. h. die Makromeren, umwächst und wirklich tritt hier die Mikromerenschicht gegenüber der Dottermasse der Makromeren stark zurück, wie ein Blick auf die Figuren 582 *D* und *E*. pag. 997, sowie 587 *A* und *B* pag. 1001 zeigt. Wenn man diese Bilder mit denen einer Blastula und Invaginationsgastrula von Patella (Fig. 589 und 590), Planorbis oder Paludina vergleicht, so ist es ohne Weiteres erklärlich, dass diese veränderten Verhältnisse auch Modificationen der äusseren Körpergestalt mit sich bringen müssen.

Bei Nassa mutabilis, welche wir herausgreifen, weil sie die bestuntersuchte, wenn auch nicht die extremste Form in dieser Hinsicht ist, bleibt eine Stelle am vegetativen Pol ziemlich lange von Zellen unbedeckt (Fig. 601 *A*, *bl* und 587 *C*, *bp*). Es ist der Blastoporus, der sich später schliesst, und an dessen Stelle das Stomodaeum entsteht (Fig. 587 *D*, *m*). Bei Fusus, dessen Eier ähnliche Verhältnisse zeigen, soll die Oeffnung des Blastoderms in den Mund übergehen, ohne sich zu

[1]) Man vgl. pag. 1005, 1012 und 1014 die Entwicklung von Patella, Vermetus und Paludina, sowie die Figuren 589—599.

schliessen (Bobretzky). Hinter dem Blastoporus tritt schon sehr früh und noch ehe das Velum angelegt wird, als breiter Wulst der Fuss auf (Fig. 601 *A*, *f*). Daneben liegen die als excretorische Apparate aufgefassten Ectodermzellencomplexe (*cx*). Vor dem Blastoporus und von der Bauchseite nach der Rückenseite fortschreitend erscheint das Velum (*v*). Dorsal tritt die Schalendrüse und darüber das Schalenhäutchen auf. Später setzt sich die vordere Parthie mit sammt dem Fusse gegen die dotterhaltige Hauptmasse des Embryos ab (Fig. 601 *D*), indem die vordere Parthie blasenförmig aufgetrieben wird (Fig. 603 *cc*. *v*). Noch besser als bei Nassa tritt diese Erscheinung bei einer von Bobretzky beobachteten Fususart hervor. Dort erscheint der Fuss, besonders aber der vordere Körpertheil in Form einer weiten Blase aufgetrieben (Fig. 602 *A* und *B*, *kb*) und es setzen sich in Folge dessen auch hier diese Parthien scharf gegen

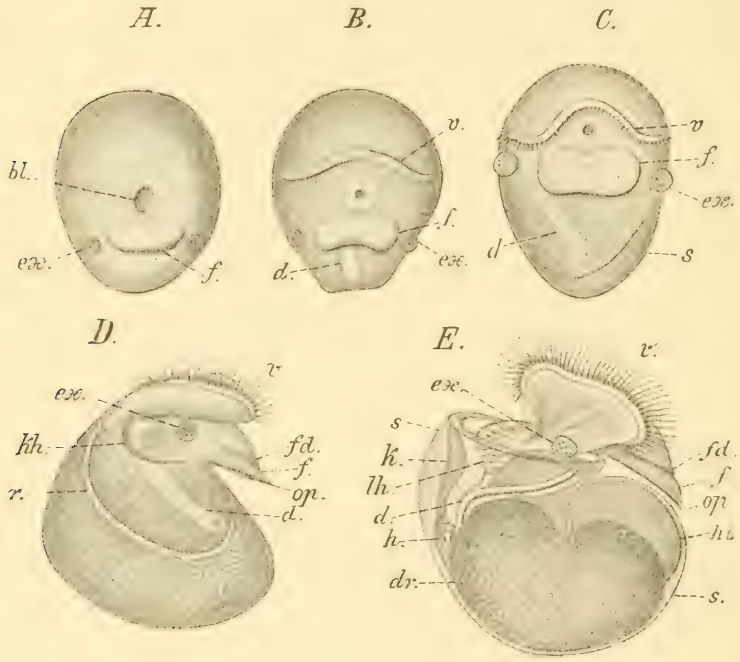


Fig. 601. *A—E* Embryonen von Nassa mutabilis in verschiedenen Altersstadien (nach Bobretzky).

bl Blastoporus, *d* hinterer rohrförmiger Theil des Mitteldarmes, *dr* Dotter, *cx* Complexe von Excretionszellen, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *h* Anlage des Herzens, *hl* hinterer Leberlappen, neben welchem links der vordere Leberlappen und darüber der Hinterdarm (*d*) und der After zu sehen ist, *k* Kiemenanlage, *kh* Kiemenhöhle, *lh* Larvenherz, *op* Operculum, *r* Rand der Schale (*s*), *v* Velum.

den hinteren Theil des Embryos ab. Man hat diesen aufgetriebenen, dem präoralen Abschnitt der Trochophoralarve entsprechenden Theil, welcher sich auch bei anderen Prosobranchiern, sowie bei verschiedenen anderen Gastropoden (Pulmonaten) findet, als Kopfblase bezeichnet. Er verleiht den Embryonen ein besonders charakteristisches Aussehen (Fig. 602 *kl* und 621 *kbl*, pag. 1054).

Von besonderer Bedeutung ist für die in Rede stehenden Embryonen das Verhalten des Entoderms bezw. des Dotters. Man sieht, dass die sackförmige Anlage des Mitteldarmes gegen den Dotter hin offen ist (Fig. 587 *C* und *D*, 602 *B* und 603). Der Dotter erfüllt den hinteren und dorsalen Theil des Embryos. Der Mitteldarm besteht aus einem vorderen weiteren und hinteren röhrenförmigen Abschnitt (Fig. 587 *D*, in Fig. 602 *md*). Letzterer liegt anfangs parallel zur Längsaxe, stellt sich dann aber schräg und verbindet sich mit dem Ectoderm, um durch den jetzt noch in der ventralen Mittellinie gelegenen After nach aussen zu münden (Fig. 601 *C*). Später nimmt der hintere Theil des Darmes eine noch schrägere Stellung ein, und der After kommt an die rechte Seite zu liegen (Fig. 601 *D* und *E*). Hier entsteht auch die Kiemenhöhle als sichelförmige Einsenkung des Ectoderms, und zwar ist dieselbe bei Nassa ganz auf die rechte Seite des Embryos beschränkt; die Asymmetrie scheint hier in noch ausgesprochenerem Maasse zum Ausdruck zu kommen, als dies bei Paludina der Fall ist (vgl. pag. 1017). Auch die Schale nimmt an der Asymmetrie theil, indem sie nach hinten rascher wächst. Sie ist napfförmig

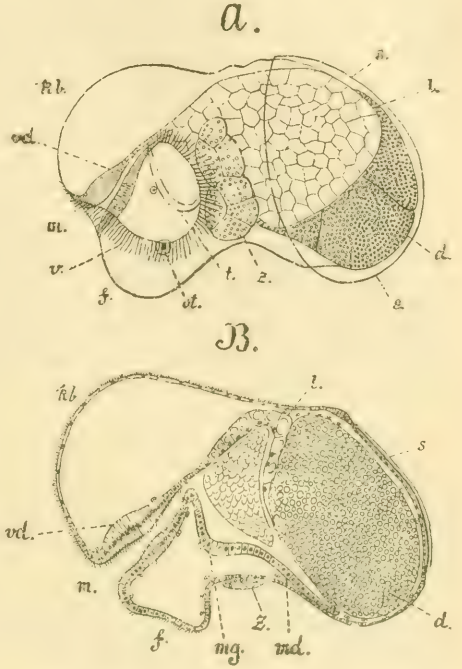


Fig. 602. *A* und *B* Embryo und medianer Längsschnitt eines Embryos von Fusus (nach Bobretzky).

d Dotter, *f* Fuss, *kb* Kopfblase, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *ot* Otocyste, *s* Schale, *t* Tentakel, *v* Velum, *vd* Vorderdarm, *z* Subvelarzellen.

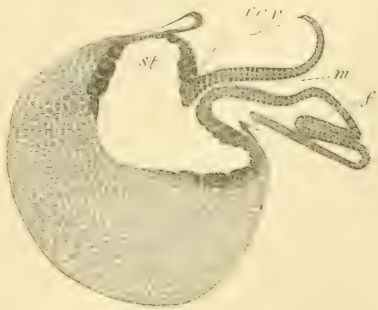


Fig. 603. Längsschnitt durch einen Embryo von Nassa mutabilis auf wenig älterem Stadium als Fig. 601 *D* (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

Kopfabschnitt und Fuss des Embryos haben sich grösstentheils vom Dotter abgehoben, welcher die hintere Parthie des Embryos ausmacht.

ce.v Kopfblase, *f* Fuss, *m* Mund, *st* Magen.

geworden und bedeckt den grössten Theil des Eingeweidesackes (Fig. 601 *D*). Am hinteren dorsalen Theil des Fusses tritt als zartes Plättchen das Operculum auf (*C* und *D op*). Im Fuss ist eine schlauchförmige

Ectodermeinstülpung der Ventralfläche, wohl die Anlage der Fussdrüse, zu erkennen (Fig. 601 *E* u. *D* u. 603). Das Velum, welches am Rücken noch nicht geschlossen ist, verlor seine vorher fast ringförmige Gestalt dadurch, dass der Mund mehr nach vorn rückte und an dieser Stelle ein Einschnitt im Velum auftrat (Fig. 601 *C*). Zugleich vergrösserte es sich und gewann damit die zweilappige Gestalt (*D* und *E*), welche wir schon früher von anderen Gastropodenlarven beschrieben. Mit diesen zeigt der Embryo von Nassa überhaupt jetzt eine grosse Uebereinstimmung, wie aus Fig. 601 *E* hervorgeht. Aehnlich liegen auch die Verhältnisse bei Fusus, dessen Embryonen anfangs ebenfalls eine von dem gewöhnlichen Verhalten mehrfach abweichende Gestaltung zeigen und denen von Nassa ähneln.

Für Nassa und Fusus ist von Bobretzky ein bisher nicht besprochenes Larvenorgan beschrieben worden, das sog. Larvenherz, welches auch bei anderen Gastropoden gefunden wurde (so z. B. von Salensky bei Calyptraea Nr. 98). Es soll dies Larvenherz (Fig. 601 *E lh*) ein dorsal hinter dem Velum gelegener Theil des Ectoderms sein, welcher mit mesodermalen Elementen in Verbindung steht und contractile Bewegungen ausführt. Wie diese Gegend sollen auch andere Theile des Embryos, z. B. Theile der Kopfblase und der Fuss, contractile Bewegungen ausführen können.

Ganz bedeutende Umwandlungen der Körpergestalt vollziehen sich bei einigen Prosobranchiern, welche sich einem parasitischen Leben an und in verschiedenen Echinodermen (Seesternen und Holothurien) anbequemen. Davon giebt die von Joh. Müller beschriebene Entoconcha mirabilis ein sprechendes Beispiel (No. 76). Dieselbe stellt einen in der Leibeshöhle von Synapta digitata lebenden an der Darmwand befestigten Schlauch dar, welcher in seiner Gestalt keineswegs an eine Schnecke erinnert, aber in seinem Brutraum Embryonen enthält, die denen anderer Prosobranchier sehr ähnlich sind. Sie besitzen ein, allerdings nicht sehr stark entwickeltes Velum, eine spiralig gewundene Schale, einen Fuss mit Operculum, Otolithenblasen u. s. f. Ihre Weiterentwicklung ist nicht bekannt, aber es ist wahrscheinlich, dass sie eine Zeit lang frei leben ähnlich wie die jungen Entovalven (pag. 942) und erst später in eine Holothurie einwandern.

Für die Erklärung der bedeutenden Umwandlung, welche die Entoconcha infolge ihres parasitischen Lebens erlitten hat, sind die von P. und F. Sarasin beschriebenen Prosobranchier (Thyca ectoconcha und Stilifer Linckiae) von Wichtigkeit (No. 103). Dieselben leben ectoparasitisch an Seesternen und dringen nur mittelst einer rüsselartigen Bildung tief in die Haut ein (Thyca) oder versenken sich sogar mit ihrem ganzen Körper in dieselbe (Stilifer). Schon diese ectoparasitischen Schnecken zeigen bedeutende Veränderungen ihres Baues. Noch mehr wird dies der Fall sein, wenn sie durch die Körperhaut des Wirthes hindurch in dessen Leibeshöhle eindringen. Dass ein solches Eindringen des Parasiten von aussen her wahrscheinlich ist, lehrt das Beispiel des bereits tief in die Haut eingegrabenen Stilifer. Die äussere Gestaltung sowohl wie die innere Organisation erleidet schliesslich wie bei vielen anderen Parasiten eine so tief eingreifende Veränderung, dass fast nichts mehr an die frühere Schnecke erinnert und dieselbe zu einem nur noch den Functionen der Ernährung und Fortpflanzung obliegenden Schlauch herabgesunken ist, wie ihn Entocolax und Entoconcha jetzt darstellen (W. Voigt, No. 129, Braun No. 15, Schiemenz No. 108).

B. Heteropoden.

Die Entwicklung der Heteropoden ist derjenigen der Prosobranchier, zu denen sie ja sonst auch in naher Verwandtschaft stehen sehr ähnlich, doch bedingt die besondere Gestaltung der ausgebildeten Thiere gewisse Abweichungen, welche zumal die spätere Entwicklung betreffen. Die Entwicklung der Heteropoden ist besonders von Leuckart (No. 67), Gegenbaur (No. 37), Krohn (No. 58a) und Fol (No. 31) studirt worden.

Einige jüngere Stadien der Embryonen von Firoloides lernten wir früher bereits kennen (pag. 999, Fig. 584 *A—C*). Der älteste dieser Embryonen befand sich noch auf dem Stadium der Invaginationsgastrula. Der Urdarm nimmt bald eine auffallend zweizipflige Form an, was an die von Erlanger für Paludina geschilderten Verhältnisse der Mesodermbildung in Form eines Cölomsackes erinnert (vgl. pag. 1003), aber wohl dadurch seine Erklärung findet, dass die von der Dorsalseite her entstehende Schalendrüse als zapfenförmige Einstülpung gegen den Urdarm vorwächst und eine Einsenkung desselben hervorbringt. Wenn die Schalendrüse sich wieder auszugleichen beginnt (Fig. 604), so nimmt auch der Urdarm wieder eine regelmässigere Gestalt an. Derselbe hat sich mehr ausgeweitet und erscheint auf diesem späteren Stadium sackförmig. Der Blastoporus geht in den bleibenden Mund über (Fig. 604 *o*). Die Schalendrüse erscheint zunächst von einem Propf bräunlicher Substanz erfüllt (*s'*); bei Paludina, wo Bütschli Aehnliches beobachtete, soll dieser Pfropf ausgestossen werden, ehe es zur Bildung der eigentlichen Schale kommt, während Fol diese Masse, welche die Schalendrüse erfüllt, beim Ausgleichen der Schalengrube direct in die Schale übergehen lässt.

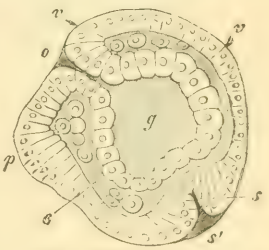


Fig. 604. Embryo von Firoloides desmaresti (nach Fol).

c primäre Leibeshöhle, *g* Urdarmhöhle, *o* Mund, *p* Fuss, *s* Schalendrüse, *s'* Schalenpfropf, *v* Velum.

In dem Stadium der Fig. 604 tritt bereits der präorale Wimperkranz auf, wodurch der Bereich des Velums (*v v*) abgegrenzt ist. Hinter dem Munde erscheint als Vorwulstung die Anlage des Fusses (*p*). Derselbe zieht sich in die Breite und nimmt dadurch die Form einer Platte an (Fig. 605 *B*). An seiner Basis tritt rechts und links ein Otolithenbläschen auf (*ot*). Vorn am Fuss bildet sich als eine Ectodermeinstülpung die zweilappige Fussdrüsse (*fd*). Seine hintere Parthie scheidet schon in diesem frühen Stadium ein dünnes Plättchen aus (*op*), welches nach Lage und Function dem Schalendeckel der Prosobranchier entspricht. Die Schale selbst ist an der Dorsalseite über der Schalendrüse zur Anlage gekommen, nachdem diese sich in ähnlicher Weise, wie wir es bereits bei den Lamellibranchiaten und Prosobranchiern kennen lernten, ausgeglichen und am Rücken ausgebreitet hat. Unter dem Schalenhäutchen lagern sich feine Kalkconcremente ab, welche zur Ausbildung der kalkigen Schale führen. Infolge ungleichmässigen Wachsthums nimmt auch hier die Schale bald eine gewundene Form an. Dies gilt für spätere Stadien. Bei Firoloides und Pterotrachea macht die Schale nur etwa zwei Windungen, bei Carinaria und Atlanta ist sie mehrfach gewunden.

Bisher fehlte dem Darmkanal der After. Nach Fol bezeichnen schon im Stadium der Fig. 604 zwei grössere Zellen, welche hinter dem Fuss auftreten, die Lage desselben und an dieser Stelle verbindet sich der nach vorn gekrümmte Mitteldarm mit dem etwas eingesenkten Ectoderm (Fig. 605 *ac*). Diese besonders ausgezeichneten Zellen waren ursprünglich in der ventralen Mittellinie gelagert; in Folge des auch hier bei den Heteropoden ungleichmässigen Wachsthums werden sie jedoch nach der rechten Seite verschoben, und so findet sich der After an der rechten Seite, wie wir dies ähnlich bereits von verschiedenen anderen Gastropoden kennen

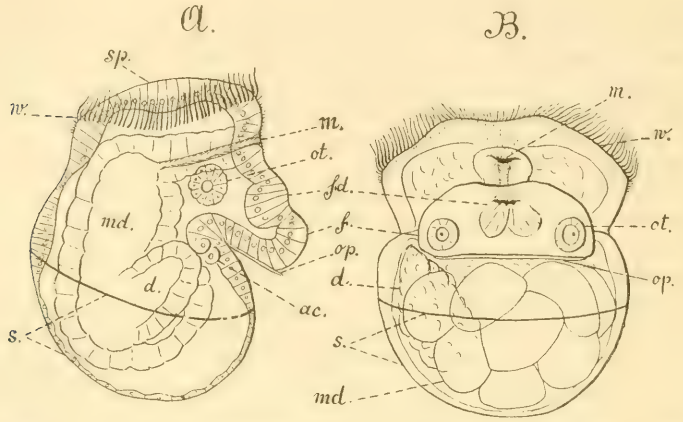


Fig. 605. *A* und *B* Embryonen von Firoloides desmaresti. *A* von der rechten Seite, *B* von der Ventralseite gesehen (nach Fol).
ac Analzellen, *d* hinterer Theil des Mitteldarmes, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte, *w* Wimperkranz.

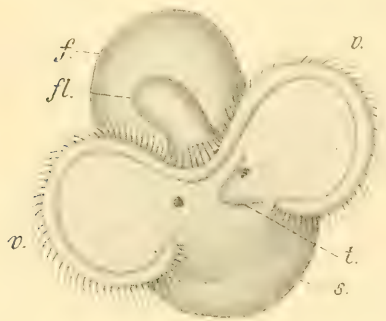


Fig. 606. Larve von Firoloides mit ausgebreitetem Velum (nach Krohn).
f Fuss, *fl* Flossenanlage, *s* Schale, *t* rechter Tentakel, an dessen Basis das eine Auge sichtbar ist. Der linke Tentakel fehlt noch, doch ist links das Auge vorhanden, *v* Velum.

lernten (pag. 1020). Auf diesem Stadium befindet sich der Embryo ungefähr im Zustande der Trochophoraform. Er geht dann bald in das Veligerstadium über, indem das Velum zweilappig wird (Fig. 606). Diese Zweitheiligkeit des Velums kommt zunächst dadurch zum Ausdruck, dass der Mund in eine Einbiegung des präoralen Wimperkranzes rückt.

Bis dahin scheint die Entwicklung der verschiedenen Heteropoden sehr übereinstimmend zu verlaufen (Fol). Die jetzt mit zweilappigem Velum, Fuss und napfförmiger Schale versehenen rundlichen Embryonen bewegen sich nunmehr wimpernd in der wie hohl gewordenen Eierschnur umher und verlassen diese bald, um sich als frei schwärmende Larven (Fig. 606) in langsamen Kreisen durch das Wasser zu bewegen (Gegenbaur). Ihre Bewegung wird rascher und gewandter, wenn sich die

Segellappen vergrössern und gegen einander beweglich werden. Nach Krohn zieht sich bei Firoloides und Pterotrachea das Velum jederseits in zwei sehr lange und sehr schmale Wimpel aus, wodurch also wohl ein ähnliches Bild zu Stande kommen muss, wie das von der in Fig. 594, pag. 1011 dargestellten Veligerlarve. Bei Atlanta ist das Velum jederseits in drei, jedoch erheblich kürzere Wimpel ausgezogen (Fig. 607), welche bei Carinaria wieder länger werden und den ebenfalls dreitheiligen Segellappen dieser letzteren Form eine grössere Aehnlichkeit mit den Larven der Firoloiden geben (Gegenbaur, Krohn).

Fig. 607. Larve von Atlanta mit ausgebreitetem Velum (nach Gegenbaur).
f Fuss, *fl* Anlage der Flosse, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *v* Velum.

Infolge der starken Ausbildung des Bewegungsapparates der Heteropodenlarven erscheint deren Metamorphose als eine besonders eingreifende. Sie beginnt damit, dass an der Vorderseite des Fusses dicht vor dessen Basis ein cylindrischer Fortsatz mit abgerundetem freien Ende auftritt (Fig. 606 und 607 *fl*), der sich bald verlängert und fortwährend schwingende Bewegungen ausführt. Dieser Fortsatz ist die Anlage der Flosse, welche ihrer Entstehung nach jedenfalls als dem Fuss zugehörig zu betrachten ist. Im Laufe der

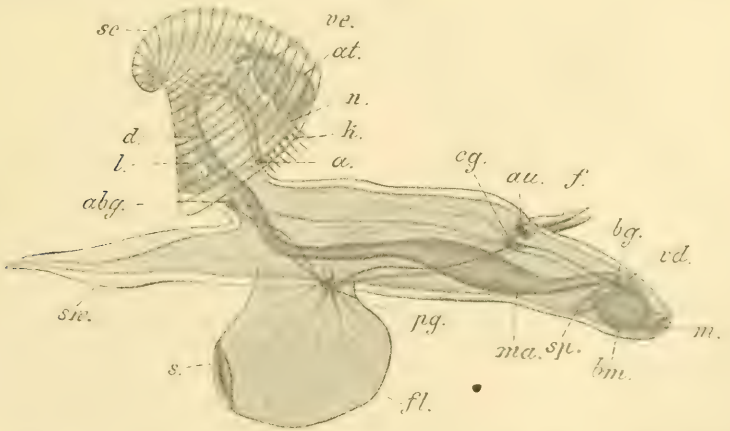


Fig. 608. Eine Carinaria in seitlicher Ansicht (nach Souleyet und Gegenbaur).
a After, *abg* Abdominalganglion, *at* Atrium, *au* Auge, *bg* Buccalganglion, *bm* Buccalmasse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fühler, *fl* Flosse, *k* Kiemen, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *n* Niere, *pg* Pedalganglion, *s* Saugnapf, *sc* Schale, *sp* Speicheldrüsen, *sw* Schwanz, *vd* Vorderdarm, *ve* Ventrikel.

Metamorphose flacht sich der cylindrische Fortsatz von den Seiten her ab und nähert sich damit der definitiven Gestalt des Kielfusses (Fig. 608 *fl*).

Diese Abflachung erstreckt sich von hinten nach vorn, so dass an der schon kielförmigen Flosse zunächst noch ein Rest der früheren cylindrischen Anlage festsitzt, welcher sich bei Firoloides mehr am Vorderrande, bei Pterotrachea etwas weiter unten bezw. hinten findet. Allmählich wird auch dieser Rest in die abgeplattete Flosse einbezogen (Krohn). Bei einigen Arten von Atlanta tritt die Flosse gleich anfangs als ein an den Seiten abgeflachter Vorsprung an der Vorderseite des Fusses auf, steht also dort seiner definitiven Gestalt schon näher. Auch zeigt sich bei diesen Formen bereits der Saugnapf, welcher dicht am Hinterrande des Kielfusses liegt und sich durch diese Lage als hauptsächlichster Theil des Gastropodenfusses zu erkennen gibt. Dies geht daraus ohne Weiteres hervor, dass die Flosse am Vorderende des Fusses ihren Ursprung nimmt, die Hinterseite des letzteren aber vom Operculum bedeckt ist (Fig. 606, 607), die zwischenliegende Parthie, d. h. die eigentliche Fussanlage muss also jedenfalls in die Bildung des Saugnapfes übergehen (Fig. 609 *A*), falls letzterer nicht etwa als eine secundäre Bildung anzusehen wäre. Zumeist tritt der Saugnapf erst weit später hervor; bei den Firoloiden kommt er überhaupt nur den Männchen zu und ist hier also zu einem blossen Geschlechtscharakter geworden. Bei den letztgenannten Formen (auch bei Carinaria Fig. 608) liegt der Saugnapf ziemlich weit unten am Rande der Flosse, wird also in diese mit einbezogen, so dass dadurch ihr pedaler Charakter noch deutlicher hervortritt. Dass der Saugnapf nicht nur eine nachträgliche Differenzirung der Flosse darstellt, dürften Formen wie Oxygyrus beweisen, bei denen der Saugnapf ein von der Flosse unabhängiges, hinter derselben gelegenes Gebilde darstellt (Fig. 609 *A*). Es ist dadurch eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten einiger Prosobranchier gegeben (Rostellaria, Strombus Fig. 609 *B*), bei denen sich die hintere Parthie des Fusses als besonderer Deckelträger von dem vorderen Theil, der Kriechsohle, absetzt. Diese Auffassung entspricht im Ganzen der von Gegenbaur und neuerdings besonders von Grobben (No. 38) vertretenen Deutung des Heteropodenfusses.

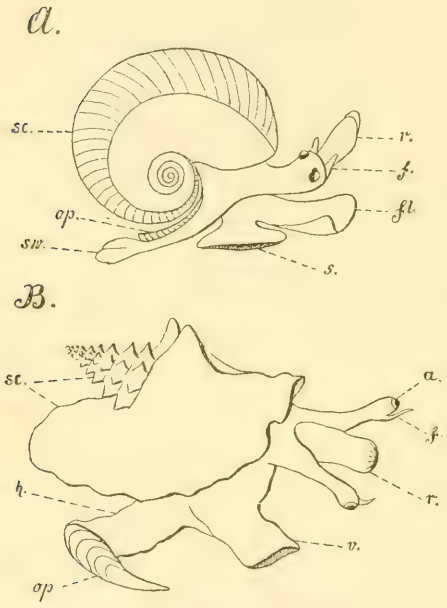


Fig. 609. *A* ein Oxygyrus, *B* ein Strombus, beide in seitlicher Ansicht (nach Souleyet und Kiener).

a Augen, *f* Fühler, *fl* Flosse, *h* hinterer Theil des Fusses, *op* Operculum (Schalendeckel), *r* Rüssel, *s* Saugnapf, *sc* Schale, *siw* Schwanz (hinterster Abschnitt des Fusses), *v* vorderer Theil des Fusses.

Auch der Schwanz des Heteropodenkörpers (Fig. 608 *siw*) entsteht vom Fuss aus und zwar (bei Atlanta) als ein dicht hinter dem Saugnapf gelegener Vorsprung (Krohn). Bei seiner Vergrösserung drängt

dieser ebenfalls cylindrische Fortsatz die hintere mit dem Deckel versehene Parthie des Fusses mehr nach der Dorsalseite, eine Lage, welche dieselbe auch beibehält, wo der Deckel wie bei Atlanta zeitlebens erhalten bleibt. Zumeist wird derselbe jedoch, wie auch die Schale, abgeworfen (Firoloides, Pterotrachea).

Während sich die besprochenen Umwandlungen des Fusses vollzogen, erreichte das Velum allmählich seine stärkste Ausbildung und ging sodann wieder zurück. Auf dem Velarfeld traten schon früher die Anlagen der Fühler, merkwürdiger Weise ganz unsymmetrisch auf; zuerst ist nur einer derselben vorhanden (Fig. 606 *t*). An der Basis der Fühler entstehen auch hier die Augen. Die Fühler können bei einigen Formen wieder rückgebildet werden (Pterotrachea). Ehe das Thier die Schale abwirft, war das Velum bereits grösstentheils zurückgebildet worden, und nur Spuren davon finden sich zu dieser Zeit noch in der Gegend der Augen.

Nicht nur in Folge der oben geschilderten Entwicklung des Schwanzabschnittes, sondern auch durch eine Streckung der vorderen Parthien (Ausbildung des sogen. Rüssels) wächst der Körper stark in die Länge (Fig. 608). In Folge der bedeutenden Streckung des Fusses und der vorderen Parthie sitzt der Eingeweidesack ähnlich wie bei anderen Gastropoden der Oberseite des Körpers auf (Fig. 608). An der Grenze gegen den letzteren ist die Mantelhöhle entstanden und haben sich die Kiemen gebildet. Wo die Schale erhalten bleibt, bedeckt sie den Eingeweidesack (Carinaria Fig. 608) und bei der auch im ausgebildeten Zustand mit Schalendeckel versehenen Atlanta kann noch das ganze Thier in sie zurückgezogen werden.

C. Opisthobranchier.

Die Entwicklung der Opisthobranchier ist an verschiedenen Formen und von einer grossen Anzahl Forschern studirt worden, doch beziehen sich diese Beobachtungen hauptsächlich auf die früheren Stadien und sind leider nicht immer sehr gründlich. Zumeist gelangte die Embryonalentwicklung, sowie die jüngeren Zustände der frei schwärmenden Larve zur Untersuchung, da sich die späteren Stadien in Gefangenschaft nur schwer oder gar nicht halten lassen. Nachdem schon Sars (No. 104 und 105) und Lovén (No. 69) die Hauptzüge der Entwicklung festgestellt hatten, beschäftigten sich dann Alder und Hancock (No. 1), Nordmann (No. 80), C. Vogt (No. 127), M. Schultze (No. 113), Keferstein (No. 52 und 53) hauptsächlich mit der Ausbildung der Larvenformen und der äusseren Körpergestalt überhaupt, während Ray Lankester (Lamell. No. 29 Litt.), Trinchese (No. 125), Blochmann (No. 8), Rho (No. 93) auch den inneren und zumal den frühesten Entwicklungsvorgängen ihre Aufmerksamkeit widmeten. Bezüglich einer Reihe anderer Forscher muss auf das Literaturverzeichniss und den folgenden Text verwiesen werden. Aus den vorliegenden Angaben ist zu ersehen, dass die Entwicklung der verschiedenen Formen in ziemlich übereinstimmender Weise verläuft.

In Folge des Dotterreichthums der Eier scheint die Gastrulation für gewöhnlich durch Epibolie zu erfolgen. Der Blastoporus zeigt zu einer gewissen Zeit die Form eines nicht sehr langen Spaltes, so z. B. bei Fiona und Elysia (Haddon No. 40), Ercolania (Trinchese), Aplysia (Blochmann). Dieser Spalt schliesst sich von hinten nach vorn und schwindet entweder ganz, wobei dann an der Stelle, wo er zum Schluss

gelangt, als Ectodermeinsenkung der Mund entsteht. So verhält sich die Sache nach Blochmann's Beobachtungen bei Aplysia, und Aehnliches ist aus C. Vogts Darstellung für Elysia zu entnehmen. Bei Fiona scheint es nach Haddon zweifelhaft, ob der Blastoporus völlig zum Schluss gelangt und der Mund an der vorderen Schlussstelle entsteht, oder ob nicht der Blastoporus direct in den Mund übergeht, derart, dass bei der von hinten nach vorn erfolgenden Verengerung des Spaltes eine Oeffnung verbleibt und an dieser die Einsenkung des Ectoderms zur Bildung des definitiven Mundes erfolgt. Das letztere Verhalten ist aus den allerdings nicht so sicheren Darstellungen von Trinchese (No. 125) und Langerhans (No. 62) für die Aeolidier und Doris zu entnehmen. Jedenfalls aber scheint aus alledem sicher hervorzugehen, dass die Lage des Mundes dem Vorderende des spaltförmigen Blastoporus entspricht.

Für die nächste Ausgestaltung des Embryos werden die Veränderungen der umfangreichen Entodermmasse bedeutungsvoll sein. Ueber sie liegen besonders Beobachtungen an Aplysia vor (Blochmann). Von den Makromeren haben sich Zellen abgeschnürt und während die kleineren (Fig. 581 *B*, III u. IV, pag. 996) in Folge des geringeren Dottergehaltes bald in die entodermale Bildungsmasse übergehen, bleiben die beiden grossen Makromeren (I u. II, Fig. 581) in ihrem mächtigen

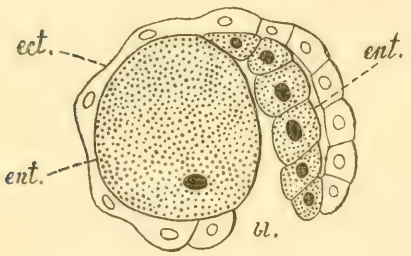


Fig. 610. Embryo von Aplysia limacina im optischen Schnitt (nach Blochmann).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm.

Umfang erhalten. Die kleineren Entodermzellen heben sich von den grösseren ab und dadurch kommt es nach Blochmann auch hier zur Bildung eines Urdarmes, der zum Theil aus den kleinen Zellen, zum Theil aus den Makromeren besteht (Fig. 610). Die epibolische Gastrula würde somit auch hier in die Gestaltung einer Invaginationsgastrula übergehen, wie dies auch bei anderen Gastropoden der Fall sein soll (vgl. pag. 999). Erst jetzt erfolgt der schon früher besprochene Schluss des Blastoporus sowie die Einsenkung des Stomodaeums (Fig. 611 *m*). Da, wo die Makromeren nicht direct dem Ectoderm anliegen, breiten sich die kleineren Entodermzellen aus. Der Darm, der noch immer zum Theil von den Makromeren gebildet wird, welche aus einander gewichen sind, erscheint jetzt als geschlossener Sack. Bisher war von einer Mesodermanlage nichts zu bemerken, und nach Blochmann tritt sie erst spät in Form eines rechts und links vom Stomodaeum gelegenen Zellenhäufchens auf, dessen Ursprung er nicht feststellen konnte. Dagegen beschreibt Trinchese für die Aeolidier zwei deutliche und grosse Urmesodermzellen, deren Ursprung wohl wie derjenige der von Rho bei Chromodoris gesehenen Mesodermanlage auf die Makromeren zurückzuführen ist.

An der dem Munde entgegengesetzten Seite des Embryos tritt eine zuerst seichte, später tiefere Einsenkung auf, die Schalendrüse (Fig. 611,

A sd), über welcher bald das Schalenhäutchen zur Ausscheidung kommt. Zwei an der Ventralseite vor der Schalendrüse gelegene Zellen *(az)*, welche sich in Folge ihres bedeutenden Umfanges über die Oberfläche erheben (Fig. 611), bezeichnen die Lage des später entstehenden Afters. Diese Zellen waren bei Aplysia schon in früheren Stadien zu bemerken und lagen dann am Hinterende des Blastoporus (Analzellen). Sie wurden bei verschiedenen Opisthobranchiern (Acera, Aeolis, Doris) schon von Langerhans beschrieben und zur Bildung des Afters in Beziehung gesetzt; die gleiche Bedeutung schreibt ihnen auch Trinchese bei den Aeolidiern und Fol bei den Heteropoden und Pteropoden zu.

Vor dem Munde und weiter hin gegen die Dorsalseite haben sich bereits früher die Zellen des präoralen Wimperkranzes differenzirt und damit den Bezirk des Velums abgegrenzt (Fig. 611 *v*). An der Ventralseite hinter dem Munde tritt als Wulstung der Fuss auf (*f*), dahinter

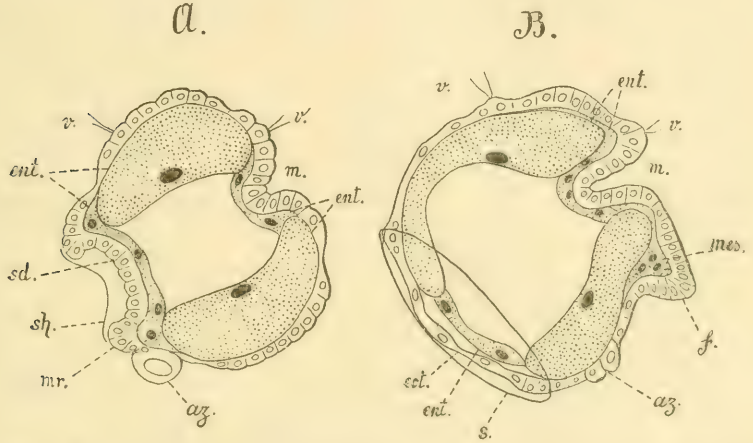


Fig. 611. *A* und *B* Embryonen von Aplysia limacina in verschiedenen Altersstadien (nach Blochmann).

az Analzellen, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *f* Fuss, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *mr* Mantelrand, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sh* Schalenhäutchen, *v* Velum.

erkennt man noch die Analzellen. Das Schalenhäutchen hat sich bereits weiter ausgebreitet. Der Embryo befindet sich jetzt auf einem Folgestadium der Trochophora, welche hier nicht in so deutlicher Weise hervortritt, wie bei manchen anderen Gastropoden, sondern in Folge der reichlicheren Dottermenge gewisse Modificationen erlitt. Immerhin lässt sich dieses Stadium an den von Ray Lankester, Trinchese und anderen Forschern untersuchten Opisthobranchiern deutlich erkennen. Ein Embryo von Aplysia, welchen Ray Lankester (Cap. XXVI. Litt. No. 29, Taf. 8; Fig. 17) von Pleurobranchidium abbildet, zeigt die grösste Uebereinstimmung mit den Embryonen von Firoloides (Fig. 605 *A*).

Das Trochophorastadium geht durch quere Ausbreitung des Velums in die Veligerlarve über, und an dieser erleidet in Folge ähnlicher Wachsthumsvorgänge, wie sie bereits früher geschildert wurden, die symmetrische Gestaltung gewisse Modificationen. Ueberhaupt sind die zunächst folgenden Entwicklungsvorgänge den für die Prosobranchiaten dargestellten

sehr ähnlich, so dass hier nur die Hauptpunkte hervorgehoben werden sollen.

Die beiden Segellappen der Larve sind sehr umfangreich und verleihen ihr ein charakteristisches Aussehen (Fig. 612 *v*). Sie bleiben ungetheilt, sind sehr breit und erscheinen mit langen dicken Wimpern besetzt, doch trägt der Einschnitt zwischen ihnen gewöhnlich kürzere und zarte Wimpern, so dass dadurch die Zweilappigkeit des Velums noch deutlicher hervortritt. Die Schale ist aus ihrer flachen und später napfförmigen Gestalt bei der frei schwimmenden Larve bereits in eine gewundene Form übergegangen. Der Fuss erhält an der Rückseite ein Operculum (*op*). Somit finden wir bei den Opisthobranchiern im Ganzen dieselben Verhältnisse wieder, welche wir auch bei den Prosobranchiern und Heteropoden kennen lernten. Obwohl die meisten Opisthobranchier im ausgebildeten Zustand der Schale ganz entbehren oder dieselbe nur in ziemlich rudimentärer Beschaffenheit aufweisen, besitzen die Larven eine gewundene Schale, in welche sich das Thier zurückziehen und welche sie durch einen Deckel abschliessen kann (M. Sars). Die Schale und vor Allem der Deckel wird zumeist abgeworfen. Wo auch das ausgebildete Thier eine Schale besitzt, darf man sicher annehmen, dass sie aus der Larvenschale hervorgegangen ist. Nur bei wenigen Opisthobranchiern ist die Schale im ausgewachsenen Zustand noch so umfangreich, dass sich das ganze Thier in sie zurückziehen kann, und nur ausnahmsweise ist noch ein Schalendeckel vorhanden, so bei Actaeon (Tornatella). Die Larvenschale zeigt bei einigen Formen (Sacoglossen) nach Trinchese eine zierliche netzförmige Structur an der Oberfläche, bei den meisten anderen Larven ist sie glatt.

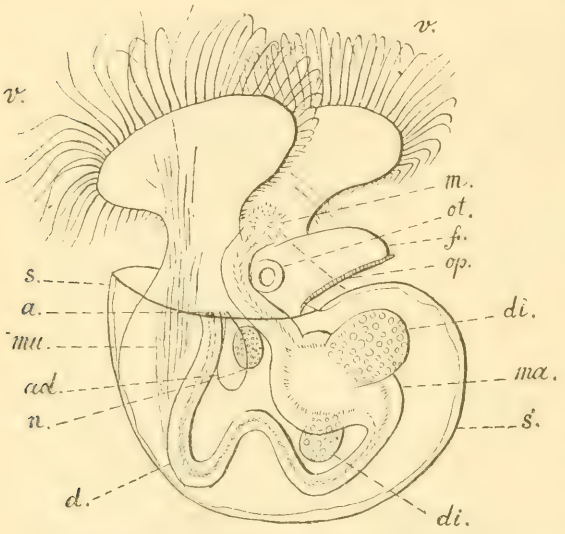


Fig. 612. Veligerlarve eines Opistobranchiers. *a* After, *ad* Analdrüse (?, wahrscheinlich Excretionsorgan wie *n*), *d* Darmkanal, *di* Divertikel des Magens, *f* Fuss, *m* Mund, *ma* Magen, *mu* Muskel (Retractor des Velums), *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *v* Velum.

Bezüglich der inneren Ausbildung der Veligerlarve ist zunächst zu erwähnen, dass von der am ventralen Einschnitt des Velums gelegenen Mundöffnung der (erst in späteren Stadien mit der Radula versehene) Vorderdarm nach hinten läuft und sich mit dem umfangreichen Mitteldarm verbindet. An diesem sind zwei seitliche Ausbuchtungen von differentem Umfang vorhanden (Fig. 612 *di*), die von besonders dotterreichen Zellen gebildet werden und also ihren Ursprung wohl auf die

Makromeren zurückleiten. Als Divertikel des Entodermsackes entsteht auch der hintere Theil des Mitteldarmes, welcher sich erheblich verlängert, nach vorn umbiegt und nach Vereinigung mit dem Ectoderm an der rechten Seite des Körpers ziemlich weit vorn in der Nähe des Schalenrandes nach aussen mündet (Fig. 612).

Ueber die Differenzirung des Mesoderms ist bei den Opisthobranchiern noch wenig bekannt. Vom Velum aus zieht ein starker Muskel nach hinten, wo er sich an die Schale festsetzt (Fig. 612 *mu*). Er kann auch (von einem Punkte der Schale ausgehend) in zwei starken Aesten entwickelt sein. Ein anderer, aber nur kurzer Retractor des Velums erstreckt sich zwischen dessen Basis und derjenigen des Fusses. Er entstand aus einzelnen spindel- oder sternförmigen Mesodermzellen, welche sich an der rechten Seite der Larve in dieser Gegend anlagerten.

Dieser letztere Muskel führt regelmässig rhythmische Bewegungen aus, weshalb er nach Trinchese von verschiedenen Beobachtern fälschlicher Weise für ein Herz gehalten wurde. Das sog. Larvenherz, welches bei verschiedenen Prosobranchiern, z. B. bei Nassa, beschrieben wurde (Fig. 601 *E*, pag. 1026) hat eine etwas andere Lage als jener Retractor, doch setzt es sich ebenfalls aus langgestreckten Mesodermzellen zusammen.

Urnieren in der Gestalt, wie sie bei den Prosobranchiern (Paludina) und Pulmonaten vorkommen (pag. 1015), hat man nach den uns vorliegenden Darstellungen bei den Opisthobranchiern nicht gefunden, sondern man beschrieb als Urnieren bläschenförmige Gebilde, welche in der Dorsalgegend hinter dem Velum rechts und links von dem Oesophagus gelegen sind. Für Excretionsorgane hat man sie hauptsächlich deshalb gehalten, weil sie mit stark lichtbrechenden Concretionen erfüllt sind. Einen Ausführungsgang scheinen sie niemals zu besitzen.

So viel uns scheint, herrscht über die Excretionsorgane der Opisthobranchierlarven ziemliche Verwirrung. So ist von Trinchese bei den Aeolidiern eine paarige oder auch unpaare Drüse von beutelförmiger Gestalt mit längerem oder kürzerem Ausführungsgang, welcher sich in der Nähe des Afters nach aussen öffnet, unter dem Namen einer Analdrüse beschrieben worden. Bei Ercolania ist diese Drüse unpaar und stark pigmentirt. Neben dem After soll auch ein von Rho für Chromodoris beschriebenes drüsenartiges Gebilde ausmünden. Man denkt dabei unwillkürlich an die Anlage der definitiven Niere, eine Auffassung, welche neuerdings übrigens von Mazarelli (Nr. 74) vertreten wird. Dieser Autor führte ähnliche Gebilde auf das Mesoderm zurück. Es ist hier besonders von einem, merkwürdiger Weise sogar als „anales Auge“ in Anspruch genommenen Organ die Rede. Dasselbe liegt bei verschiedenen Opisthobranchierlarven (nach Lacaze-Duthiers und Pruvot [No. 60] bei Aplysia, Philine, Pleurobranchus, Doris, Aeolis) an der Ventralseite in der Nähe des Afters, ist stark pigmentirt und dürfte wohl mit jenen erwähnten drüsigen Gebilden identisch sein. Nach Mazarelli soll es, wie gesagt, vom Mesoderm herrühren, doch führten es Lacaze-Duthiers und Pruvot, welche die Entstehung dieses vermeintlichen Larvenauges genauer verfolgten, auf das Ectoderm zurück. Letzteres ergibt sich auch aus den Untersuchungen, die R. Heymons über die Entwicklung dieses Gebildes anstellte, und somit würde es also nicht als ein wirkliches Nierenorgan aufgefasst werden können, sondern eher mit jenen Excretionsorganen verglichen werden müssen, welche wie die für die Prosobranchier beschriebenen Subvelarzellen ebenfalls vom

Ectoderm geliefert werden (vgl. pag. 1010). Dass man es mit Excretionsorganen zu thun hat, scheint zweifellos. Einigermaassen Sicheres über die Beziehungen dieser Organe wird sich aber erst aussagen lassen, wenn man ihre Entwicklung sowie auch ihr späteres Schicksal bei den einzelnen Formen genauer kennt.

Von Sinnesorganen der Larve sind besonders die umfangreichen Otolithenblasen an der Fussbasis zu erwähnen. Starke Cilien treten wie bei anderen pelagischen Larven im Centrum des Velarfeldes verschiedener Formen auf, so bei Fiona, Polycera, Elysia, Philine nach Haddon (No. 40). Bei den Aeolidiern trägt das Fussende einige lange starre Cilien. Augen finden sich auf dem Velarfeld (jedenfalls dann, wenn hier auch die Fühler zur Anlage kommen), doch fehlen sie vielen Larvenformen gänzlich.

Die besonders stark modificirten Formen unter den Opisthobranchiern, wie z. B. die Gattungen Limapontia und Phyllirhoe weisen die

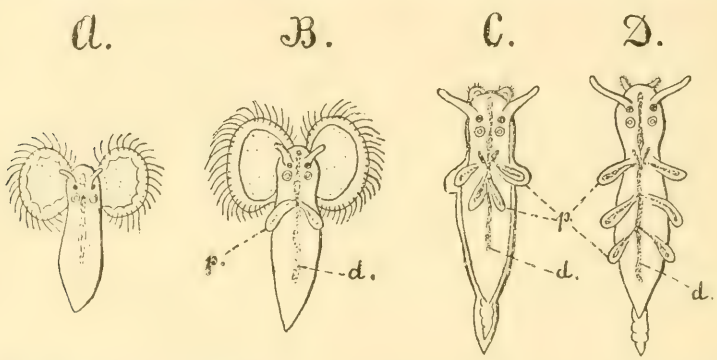


Fig. 613. *A—D* Veligerlarven und junge Thiere von Tergipes Edwardsii (nach Nordmann).
d Darmkanal, *p* Rückenpapillen.

mit zweilappigem Velum und gedeckelter Schale versehenen Larven in gleicher Weise auf wie die ursprünglicheren Formen (Alder u. Hancock No. 2, A. Schneider No. 112).

Unsere Kenntniss von der Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier stützt sich hauptsächlich auf die Angaben von Max Schultze und Nordmann über Tergipes Edwardsii und lacinulatus (No. 80 u. 113).

Die Larven von Tergipes Edwardsii erscheinen, wenn sie noch mit der Schale versehen sind, bereits etwas in die Länge gestreckt. Sie sind mit zwei ganz besonders umfangreichen ovalen Segellappen versehen. Auf dem Velarfeld tragen sie ein Paar Fühler und an deren Basis die Augen. Wahrscheinlich schwärmen die Larven in diesem Zustand längere Zeit umher. Dann zieht sich der Mantel von der Schale zurück und legt sich dichter an den Körper an. Dadurch wird das Abwerfen der Schale vorbereitet, welches erfolgt, wenn das Velum noch in seiner vollständigen Entwicklung vorhanden ist. Somit kommt es also zur Bildung einer Veligerlarve ohne Schale und Deckel, die ein recht eigenthümliches Aussehen darbietet (Fig. 613 *A*). Dieselbe nähert sich übrigens durch die Längsstreckung des Körpers schon bedeutend dem fertigen Zustand.

Bei dem von M. Schultze beobachteten Tergipes verläuft der Uebergang in etwas anderer Weise, indem bei dieser Form das Velum rückgebildet wird, bevor es zum Abwerfen der Schale kommt. Im letzteren Falle muss die Larve früher zu einer kriechenden Lebensweise übergehen. Die schalenlosen und mit umfangreichem Velum versehenen Larven des Tergipes Edwardsii schwimmen zuerst noch mit grosser Geschwindigkeit umher wie die beschalte Form, beginnen dann aber bereits zu kriechen, wenn der Körper umfangreicher wird (Fig. 613 *B*). Die Segel fangen nunmehr an sich zurückzubilden, bis auf ein Paar vor dem Munde gelegener, rundlicher Fortsätze (Fig. 613 *C*), von denen man angenommen hat, dass sie zu den Lippentastern werden.

Dieser Uebergang der Reste des Velums in die Tastorgane am Munde ist zumal von Lovén vertreten worden, der schon für die Mundlappen der Lamellibranchiaten die gleiche Entstehungsweise annahm (pag. 944). Ray Lankester lässt bei Limnaeus die Reste des Velums in diese subtentaculären Lappen übergehen; doch wird für die letztere Form ein solches Verhalten in Abrede gestellt. Es ist bereits früher (pag. 1014) angegeben worden, dass für Onchidium die Beobachtung Ray Lankester's durch Joyeux-Laffuie Bestätigung fand.

Schon bei der noch mit grossen Velarlappen versehenen Larve trat ein Paar der für diese Nacktschnecken so charakteristischen Rückenanhänge auf, in welche sich bald die Divertikel des Mitteldarmes erstrecken (Fig. 613 *C*). Von den letzteren ist nun ein weiteres Paar bereits gebildet, welches dem nächsten Papillenpaar zugehört. Mit der Ausbildung weiterer Fortsätze nähert sich das junge Thier immer mehr seiner definitiven Gestalt, doch muss es (nach Nordmann) vorher eine Häutung durchmachen, während deren es sich völlig ruhig verhält und von der abzustossenden Haut wie von einer durchsichtigen Scheide umgeben ist. Diese Membran ist wohl als die abgehobene Cuticula anzusehen.

D. Pteropoden.

Die erste Entwicklung der Pteropoden besitzt mit derjenigen anderer Gastropoden grosse Uebereinstimmung. Es wurde schon früher gezeigt, dass der Embryo anfangs die Form einer epibolischen Gastrula besitzt und aus ihr in die einer Invaginationsgastrula übergeht (Fig. 585 *A* und *B*, pag. 999). Das Entoderm bildet sich späterhin durch starke Vermehrung seiner Zellen direct in das Epithel des Mitteldarmes um; doch scheinen bei einigen Formen die Makromeren längere Zeit erhalten zu bleiben, wobei der Uebergang in das definitive Entoderm ein minder einfacher ist. Der Blastoporus ist spaltförmig. An seiner Stelle entsteht durch eine Ectodermeinsenkung der Mund. Ursprünglich entspricht die Lage des Blastoporus dem vegetativen Pol des Eies. Nach den bisher vorliegenden Darstellungen darf man annehmen, dass dann eine Lagenverschiebung des Mundes, bezw. durch das weitere Wachsthum des Embryos eine Gestaltsveränderung desselben stattfindet. Auch nach dieser zeigt er zunächst noch eine rundliche Form. Am einen Ende grenzt sich durch einen Ring stark bewimperter Zellen das Velarfeld ab, und dicht dahinter liegt jetzt der Mund. Ziemlich an der, dem Scheitelfeld gegenüber liegenden und jedenfalls dem Rücken entsprechenden Parthie tritt eine, bei den verschiedenen Formen mehr oder weniger umfangreiche Ectodermeinsenkung, die Schalendrüse, auf. Das ganze Innere

des Embryos ist von den dotterreichen Makromeren erfüllt. Es ist jetzt nur noch ein Schritt bis zur Gestalt der gewöhnlichen Mollusken-Trochophora, welche auch die Pteropodenlarve annimmt. Das Velum wird deutlicher, hinter dem Munde tritt als umfangreiche Ausbuchtung der Fuss hervor. Wenn dann neben dem Fuss die Otolithenblasen, und hinter demselben die beiden (auch bei den Pteropoden vorhandenen) Analzellen auftreten, besitzt der Embryo eine grosse Aehnlichkeit mit den früher als Trochophorastadium der Opisthobranchier beschriebenen Embryonen, bezüglich deren wir auf die ebenfalls sehr übereinstimmend gebauten Embryonen von Firoloides hinwiesen (vgl. pag. 1035).

Auf dem zuletzt geschilderten Stadium, oder auch noch früher, kann der Embryo frei werden und lebhaft umherschwärmen, da er bereits mit einem starken Velum versehen ist. Bis hierher ist die Entwicklung der verschiedenen Pteropoden ziemlich übereinstimmend, weiterhin zeigt sie aber bald Differenzen in der Ausbildung der Larvenformen, besonders im Hinblick auf die Gestaltung des Velums und der Schale. Ausserdem verhalten sich die Gymnosomen insofern abweichend, als bei ihnen aus dem Veligerstadium eine eigenthümliche, von mehreren Wimperkränzen umgürtete Larvenform hervorgeht.

Eine gewisse Differenz in der Ausbildung der frühen Entwicklungsstadien wird auch dadurch hervorgebracht, dass nach Fol die Reihenfolge, in welcher die Organe: Velum, Mund, Schalendrüse, Fuss etc. auftreten, bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene ist. Dadurch wird die Vergleichung der betreffenden Stadien etwas erschwert, doch ist das Endergebniss, wie erwähnt, sehr übereinstimmend.

Die Embryonalentwicklung einer ganzen Anzahl von Pteropoden (Cavolinia, Hyalocylis, Hyalea, Creseis, Styliola, Cleodora, Cymbulia, Clio) ist von Fol eingehend studirt worden, welcher Forscher zugleich eine Darstellung der weiteren Ausbildung und der Metamorphose gab (No. 32). Die letzteren Verhältnisse wurden vor ihm besonders von Joh. Müller, Gegenbaur und Krohn an denselben Gattungen, sowie an Tiedemannia und Pneumodermon untersucht (No. 77—79, 37 und 58a).

Thecosomen. Die Trochophoraform der Larve geht bald in das Veligerstadium über, indem am Velum ein dorsaler und ventraler Einschnitt auftritt, und dasselbe dadurch eine zweilappige Gestalt erhält. Das Velum wird von einem vorderen Ring stärkerer, zur Bewegung dienender, und einem hinteren Ring schwächerer Wimpern umsäumt, welche letzteren dem Munde Nahrung zuführen (Gegenbaur, Fol). Bei Cleodora tritt auf dem Velarfeld ein Band von Cilien auf und zwar zu einer Zeit, wenn sich die Larve noch auf dem Stadium der Trochophora befindet. Andere Pteropoden, z. B. Cavolinia, zeigen auf dem Velarfeld ein centrales Wimperbüschel, wie wir es bereits früher von anderen Molluskenlarven kennen lernten.

Die Ausdehnung des Velums ist bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene. Bei Hyalea, wo es nur kurze Zeit besteht, wird es wenig umfangreich. Fig. 614 zeigt das Velum von einer schon etwas älteren Larve einer solchen Form (Cavolinia). Weit umfangreicher wird das Velum bei Cleodora, Cymbulia, Tiedemannia (Fig. 615 *A* und *B*), bei denen jeder der beiden Lappen sich wieder auszieht, so dass es vierlappig erscheint. Besonders deutlich tritt dieses Verhalten an einer von Gegenbaur beschriebenen, der Gattung Creseis angehörigen Larve her-

vor (Fig. 615 *C*), bei welcher das Velum noch einen bedeutenden Umfang aufweist, wenn die Schale bereits sehr lang ist. Vom vorderen Körpertheil geht ein starker Retractor aus, welcher sich am Hinterende der Schale inserirt (Fig. 616 *A r*).

Die Schale nimmt ihre Entstehung von der Schalendrüse aus, welche sich gegen das Ende des Körpers hin verlagert. In ihr tritt nach Fol sehr oft ein Pfropf stark lichtbrechender Substanz auf, welcher in einigen Fällen vielleicht abnormer Weise gebildet wird, bei Cymbulia aber das normale Verhalten darstellen soll. Die Substanz soll sich dann unter der Schale ausbreiten. Letztere wird als cuticulares Häutchen abgeschieden, nachdem sich die Schalengrube allmählich wieder ausgeglichen hat. Anfangs ist ihre Gestalt meist uhrglasförmig. Dann vertieft sie sich und wird becherförmig (Cavolinia, Hyalea, Cleodora u. a.), oder sie rundet sich zu einem ungefähr eiförmigen Gebilde ab, ähnlich der Embryonalkammer der Cephalopoden, wie es z. B. bei Creseis, Cymbulia und den Gymnosomen der Fall ist, um diese letzteren bezüglich der Schalenbildung gleich hier mit zu erwähnen. An diese junge, hintere Parthie der Schale setzen sich dann neue Lagen an, deren Grenze man als Zuwachsstreifen erkennt. So kommt die umfangreiche, bei den Hyaleiden und Gymnosomen gestreckte, bei den Cymbuliden gewundene Larvenschale zu Stande (Fig. 614 *q*, 615 *A—C*, 616 *A*, *s*). In die Schale lagern sich Kalksalze ein. Sie entbehrt der Scheidewände.

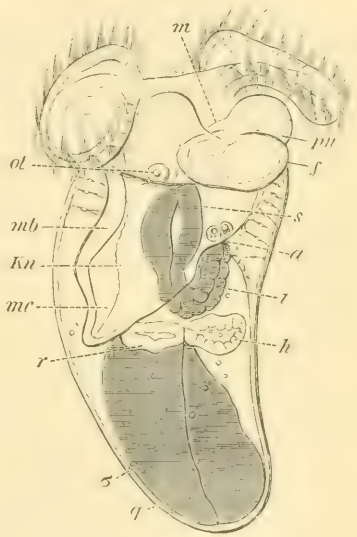


Fig. 614. Larve von Cavolinia tridentata, von der rechten und Ventralseite gesehen (nach Fol aus Balfour's Handbuch).

a Gegend des Afters, die beiden Analzellen, *f* Mittelfuss, *h* Herz, *i* Darmkanal, *kn* contractiler Rückensinus, *m* Mundgegend, *mb* Mantel, *me* Mantelhöhle, *ot* Otolithenblase, *pm* Flossenanlage, *q* Schale, *r* Nierensack, *s* Magen, *σ* Nahrungsdotter.

Die Ausbildung der definitiven Schale gestaltet sich bei den Hyaleiden sehr einfach, indem nach vorn weitere Schichten angelagert werden, doch grenzt sich die Larvenschale durch eine Einschnürung gegen den definitiven Theil der Schale ab. An dieser Stelle wird bei Cavolinia eine Querwand abgeschieden, nachdem sich der Körper des Thieres aus dem hinteren Theil der Schale zurückgezogen hat. Diese als Larvenschale bezeichnete Parthie zersplittert später und geht also verloren. Bei anderen Hyaleiden bleibt die Larvenschale auch im ausgebildeten Zustand bestehen (Styliola) und der hintere Theil des Körpers zieht sich nicht aus ihr zurück (Hyalea, Creseis). Die gewundene Larvenschale der Limaciniden geht direct in die definitive Schale über, indem zu den schon vorhandenen neue Windungen hinzukommen (Limacina, Spirialis). Bei den Cymbuliden unterscheidet sich die Larvenschale kaum von derjenigen des in der Metamorphose begriffenen jungen Thieres. Diese verkalkte Schale

wird abgeworfen, und es tritt dann die vom Mantel umgebene definitive Knorpelschale auf, welche durch Verdickung des Bindegewebes entsteht, also mit einer echten Molluskenschale in keiner Weise verglichen werden kann (Pelseneer).

Durch die soeben besprochene Umformung der Schale sind schon zum Theil die Veränderungen charakterisirt, welche die Gestalt der Larve erfährt. Sie streckt sich bei den Hyaleiden mehr oder weniger stark in die Länge und erfährt bei den Cymbuliden und Limaciniden eine Aufrollung (Fig. 615 *A* und *B*). Uebrigens lassen auch Formen mit gestreckter Schale einen Anklang an die Windungen erkennen; so zeigt die Schale von Cavolinia und anderen Hyaleiden eine jagdhornförmige Gestalt, indem sie am Ende leicht gebogen ist. Auffallender Weise entspricht die Concavität dieser leicht gebogenen Schalen nicht der Ventralseite, wie gewöhnlich, sondern ist dorsal gelegen. Dies soll mit einer Drehung zusammenhängen, welche der hintere Körpertheil dieser Formen erfährt (Boas, No. 9 und 10). Die gewundene Schale stellt jedenfalls das ursprünglichere Verhalten dar. Sie persistirt bei den ausserdem noch mit einem Schalendeckel versehenen Limaciniden zeitlebens.

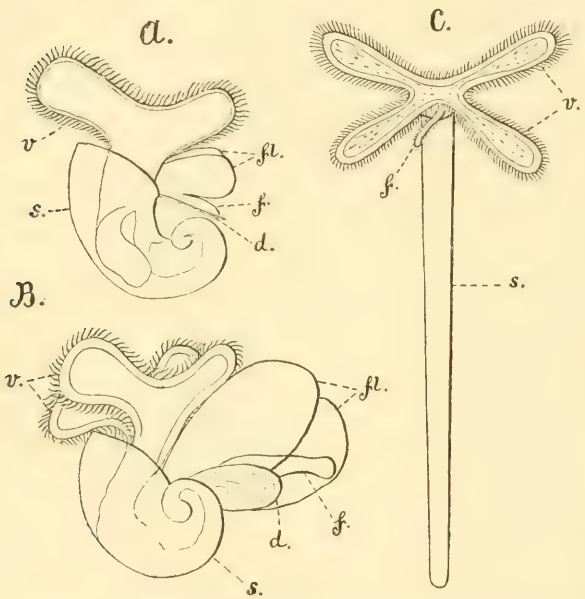


Fig. 615. *A—C* Larven von Tiedemannia *(A)*, Cymbulia Peronii *(B)* und Creseis acicula *(C)* (nach Krohn und Gegenbaur).
d Deckel (Operculum), *f* mittlerer Zipfel des Fusses, *fl* Flossen, *s* Schale, *v* Velum.

Von grossem Einfluss auf die Aenderung der äusseren Gestalt ist die Ausbildung des Fusses. Ursprünglich stellte derselbe einen umfangreichen, hinter dem Munde gelegenen Vorsprung dar. Während die mittlere Parthie des Fusses ihren Umfang nicht sehr beträchtlich vergrössert und zunächst nur die Form eines konischen oder zungenförmigen Zapfens annimmt, sieht man seitlich am Fuss zwei Vorsprünge auftreten, welche bald bedeutend wachsen (Fig. 614 *pm* und 615 *A fl*) und die Gestalt zweier umfangreicher Lappen, der sog. Flossen, annehmen (Fig. 615 *B fl*). Welchen beträchtlichen Umfang die Flossen im weiteren Verlauf der Metamorphose erreichen können, ist zur Genüge bekannt. Auch der Mittelfuss nimmt an Umfang zu. Bei den Cymbuliden entwickelt er nach hinten den fadenförmigen Anhang. Aus der Entwicklung ergibt sich zweifellos, dass die Flossen

vom Fuss aus ihren Ursprung nehmen, wie dies übrigens schon Joh. Müller und Krohn beobachteten.

Die Veligerlarven der Pteropoden zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit denjenigen der Opisthobranchier, was besonders bei den mit einer gewundenen Schale versehenen Formen hervortritt (Fig. 615 *A* und 612 pag. 1036). Die hintere Parthie des Mittelfusses trägt auch hier ein Operculum, welches bei den Limaciniden zeitlebens erhalten bleibt, bei den Cymbuliden jedoch nach Verlust der Schale ebenfalls abgeworfen wird und bei den Pteropoden mit gerader Schale überhaupt nicht vorhanden ist. Von einer wohl ausgebildeten Urniere ist bei den Pteropodenlarven nichts bekannt; es möchte sein, dass in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse wie bei den Opisthobranchiern vorliegen. Der innere Bau könnte im Uebrigen jedenfalls für eine solche Vergleichung sprechen. Wir denken hier z. B. an die beiden mit Nährmaterial erfüllten Säcke, welche ähnlich wie bei den Opisthobranchiern als Anhänge des Mitteldarmes vorhanden sind. Bei der Bildung des Darmkanals differenzirt sich das Entoderm in der Weise, dass die medialen (ventralen und dorsalen) Parthien zum Mitteldarmepithel werden, die seitlichen Parthien aber aus grossen dotterreichen Zellen gebildet erscheinen und, indem sie sich taschenförmig ausbuchten, zu jenen Nährsäcken werden. Man sollte meinen, dass diese Säcke die Leber liefern, doch wird diese nach Fol's Angabe unabhängig von ihnen als Ausstülpung des Mitteldarmes gebildet. Ein hinteres rohrförmiges Divertikel des Mitteldarmsackes richtet sich gegen die Ventralfläche und verschmilzt an der durch die Analzellen bezeichneten Stelle mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters. Dieser liegt entweder in der Mittellinie hinter dem Fuss und wird erst secundär nach der linken Seite verschoben (Hyaleiden), oder er liegt von Anfang an der rechten Seite des Körpers (Cymbuliden, Gymnosomen). Aehnliche Anzeichen einer Asymmetrie finden sich auch sonst noch, z. B. die seitliche Entstehung der Mantelhöhle. Dies weist darauf hin, dass die im ausgebildeten Zustand ziemlich symmetrisch gebauten Pteropoden von asymmetrischen Formen herstammen.

Mit der zunehmenden Ausbildung der Flossen erfährt das Velum eine allmähliche Zurückbildung. Der Mund nimmt seine definitive Lagerung zwischen den Flossen ein. Durch das Schwinden des Velarfeldes tritt die vor dem Fuss gelegene früher, sehr umfangreiche Kopfparthie der Larve sehr stark zurück. Später knospen in dieser Gegend die beiden Fühler hervor, welche die rudimentären Augen tragen. Dieses Zurücktreten gegenüber dem mächtig entwickelten und weit nach vorn gerückten Fuss ist für die Thecosomen sehr charakteristisch. Bei Tiedemannia allerdings erhebt sich die Mundparthie zur Bildung des sich nach hinten umbiegenden Rüssels. Mit dem nach vorn fortschreitenden Wachsthum der Schale kam es zur Bildung der Mantelhöhle. Nachdem die Schale die Basis des Fusses erreicht hatte, senkte sich (nach Fol bei den Hyaleiden) an der rechten Seite zwischen der Basis des Fusses und des Velums eine spaltförmige Höhle ein, die sich dann nach dem Rücken, besonders aber nach der Ventralseite hin ausbreitete. Die so gebildete Mantelhöhle umgibt schliesslich den Körper (Eingeweidesack) von drei Seiten, so dass er (bei den Hyaleiden) nur noch an der linken Rückenseite mit dem Mantel bezw. der Schale im Zusammenhang steht.

Die ventrale Lagerung der Mantelhöhle bei den Hyaleiden ist sehr auffällig, da die Mantelhöhle der Gastropoden sonst eine dorsale Lage aufweist. Nach Boas handelt es sich hierbei um eine Drehung, welche der Eingeweidesack und die mit ihm verbundene Schale erfahren hat. Dafür spricht, dass bei jüngeren Larven die gebogene Schalenspitze nicht wie bei den ausgebildeten Thieren dorsal, sondern nach der linken Seite gerichtet ist. Diese Vorgänge lassen sich mit den früher (pag. 1021) für die Erwerbung der Asymmetrie geschilderten nicht ohne Weiteres in Einklang bringen, sondern es sind hier jedenfalls weitere Veränderungen in Folge von Anpassung an die abweichende Lebensweise hinzugekommen.

Diejenigen Entwicklungsvorgänge, welche in ähnlicher Weise wie bei anderen Formen verlaufen, z. B. die Bildung der Otolithenbläschen, der Zungentasche u. a., wurden hier nicht besonders erwähnt.

Gymnosomen. Aus der Trochophora geht eine mit grossem zweilappigen Velum versehene Larve hervor. Die anfangs napf-, später eiförmige Schale ergänzt sich durch zuwachsende Lagen zu einer nach vorn erweiterten Röhre (Fig. 616 *A*), welche meistens die Zuwachsstreifen in engeren oder weiteren Zwischenräumen erkennen lässt. Ventral hinter dem Mund ist bereits die zipfelförmige Anlage des Fusses zu erkennen (Fig. 616 *A f*). Dieser Zustand der Larve, in welchem sie den Larven der gradschaligen Thecosomen sehr ähnlich ist, bleibt nicht lange erhalten. Die Schale wird abgeworfen, und das Velum gelangt zur Rückbildung. Mit dem Schwinden des Velums oder auch schon vorher, treten an der Larve drei Wimperkränze auf (Fig. 616 *B* und 617 *A*). Bei solchen Larven, welche die Wimperkränze bereits vor dem Schwinden des Velums und dem Abwerfen der Schale zeigen, ist die Vertheilung derselben so, dass der vorderste Wimperkranz zwischen Segel und Fuss, der hinterste dicht vor der Schalenmündung gelegen ist. In diesem Fall ist der Hinterleib noch länger; bei anderen Larven findet man den hinteren Wimperkranz beinahe am Ende des Körpers (Fig. 616 *B*). Das Velum scheint zu den Wimperkränzen in keiner Beziehung zu stehen. Nach seiner Rückbildung bietet die Larve eine für Molluskenlarven sehr eigenthümliche Gestaltung, welche eher an die von mehreren Wimperkränzen umgürteten Anneliden larven erinnert. Diese stellen ebenfalls ein

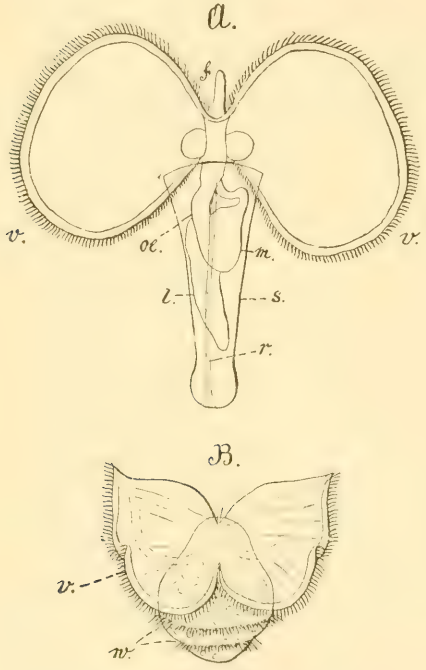


Fig. 616. *A* und *B* Larven von Clioiden in verschiedenem Entwicklungszustand (nach Krohn und Gegenbaur).

f Fusszipfel, *l* Leber, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *r* Rückziehmuskel, *s* Schale, *v* Velum, *w* Wimperkränze.

Folgestadium der Trochophora dar, wie schon früher (pag. 183) bemerkt wurde und wie wir an verschiedenen polytrochen Larven beobachten konnten. Der Vergleich mit den Annelidenlarven ist schon von Gegenbaur angestellt worden, und ebenso wurde schon früher betont, dass diese Uebereinstimmung eine mehr zufällige und von keinerlei höheren Bedeutung ist.

Die über die Entwicklung der Gymnosomen mitgetheilten Thatsachen beziehen sich auf Clionen und Pneumodermon, die sich im Ganzen ziemlich übereinstimmend zu verhalten scheinen, wie die Beobachtungen von Joh. Müller, Gegenbaur, Krohn und Fol ergeben. Die Zugehörigkeit der Larven konnte vielfach nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden.

Der Mund liegt auf dem vorderen rüsselförmigen Vorsprung der Larve, der After findet sich ventral zwischen dem ersten und zweiten Wimperkranz nach der rechten Seite verschoben. Zwei neben dem Munde gelegene zugespitzte Auswüchse stellen die Anlage der sog. Kopfkegel dar (Fig. 617 *B*). Etwas weiter nach hinten, aber jedenfalls vor dem vorderen Wimperreifen gelegen, tritt die mit den Saugnäpfen versehene Anlage der Fühler auf (Joh. Müller). Bei ausgestecktem Rüssel scheinen dieselben in späteren Stadien mehr nach hinten gerückt (Fig. 617 *B*). Den Fuss lernten wir bisher nur als einen zipfelförmigen Anhang der Bauchseite kennen. Wie erwähnt, liegt derselbe hinter dem ersten Wimperkranz. Schon früher entstand an ihm ein hohlkehlenartig nach vorn gebogener Vorderlappen; der zipfelförmige Theil liegt hinter diesem und erscheint jetzt nach hinten gerichtet. Dicht hinter dem Vorderlappen des Fusses, zu beiden Seiten des Zipfels, macht sich die erste Anlage der Flossen in Gestalt sehr kleiner abgerundeter, aus Vertiefungen des Leibes hervorragender Läppchen bemerkbar (Krohn).

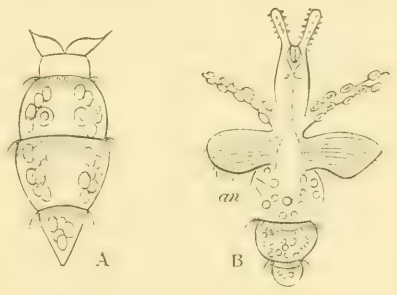


Fig. 617. *A* und *B* zwei verschieden alte Larven von Pneumodermon (nach Gegenbaur aus Balfour's Handbuch).
an After.

Die weitere Metamorphose besteht in dem Wachsthum der genannten Theile und der Rückbildung der Wimperkränze. Zuerst scheint der vorderste derselben, sodann der mittlere zu schwinden; der hinterste findet sich noch, wenn das junge Thier die definitive Grösse erreicht hat, doch geht wohl auch er später verloren.

Es müssen hier noch einige Erläuterungen über die Stellung hinzugefügt werden, welche wir den Pteropoden anwiesen. Bis in die neuere Zeit wurden dieselben vielfach als eine besondere, den Gastropoden, Cephalopoden etc. gleichwerthige Classe der Mollusken angesehen. Allerdings ist dagegen schon früher Einwand erhoben worden. Auf Grund der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunde rechnet man sie jetzt den

Gastropoden zu[1]) und stellt sie speciell in die Nähe der Opisthobranchier, worauf die Gestaltung der Centralorgane des Nervensystems und Circulationsapparats, sowie der Hermaphroditismus hinweist. Von Bedeutung für die Auffassung der Pteropoden muss ferner dasjenige Organ sein, welches ihrem Körper die charakteristische Gestaltung verleiht, nämlich der Schwimmapparat. Aus der Entwicklungsweise der Flossen geht hervor, dass sie durch Umwandlung der Seitentheile des Fusses entstehen. Es ist von Interesse, dass bei einigen Pteropoden (den Gymnosomen) das Protopodium seine Function als Kriechsohle noch beibehalten hat, indem es ähnlich wie der Saugnapf der Heteropoden zum Festhaften dient (Souleyet No. 121; Grobben No. 39). Man hat die Flossen als Epipodien aufgefasst, Pelseneer erklärt sie dagegen für Verbreiterungen des ganzen Fussrandes. Solche flossenartige Verbreiterungen (Schwimmlappen) treten bei verschiedenen Opisthobranchiern auf, und es lag sehr nahe, die Pteropoden von derartigen Formen herzuleiten. Grobben, sowie Boas und Pelseneer (No. 84), die beiden neueren Bearbeiter der Pteropoden, haben diese Auffassung in letzter Zeit energisch vertreten. Seitliche Verbreiterungen der Fusssohle finden sich bei Philine (Bulla), Acera, Gasteropteron. Diese Opisthobranchier, welche zu einer ähnlichen Lebensweise wie die Pteropoden befähigt sind, hat man daher als Ausgangspunkt für die mit Hilfe ihrer Flossen frei schwimmenden Pteropoden angesehen. Von ihnen würde man zunächst die Thecosomen ableiten müssen, wie dies auch Pelseneer thut, während er die Gymnosomen von ähnlichen Formen wie die Aplysien ihren Ursprung nehmen lässt. Bei den Aplysien sind nämlich die Schwimmlappen wie bei den Gymnosomen etwas mehr dorsal gelegen. Pelseneer reiht im Systeme der Opisthobranchier die Thecosomen direct den Bulliden an und stellt die Gymnosomen in die Nähe der Aplysiden. Auch Boas sieht die Pteropoden als den Opisthobranchiern sehr nahe stehend an und hebt die grosse Uebereinstimmung der inneren Organisation zwischen Bulliden und Thecosomen besonders hervor. Zwischen Gymnosomen und Thecosomen findet er grosse Unterschiede, schon deshalb, weil er die Flossen beider Abtheilungen nicht für homolog erachtet. Da aber auch nach ihm die Gymnosomen wie die Thecosomen auf Tectibranchier zurückzuführen sind, so haben sie immerhin eine gemeinsame Wurzel. Nach unserer Auffassung scheint die Entwicklung für einen Zusammenhang beider Abtheilungen zu sprechen. Die Larvenform beider ist eine sehr übereinstimmende; besonders auffällig ist in dieser Beziehung die geradgestreckte lange Schale der Gymnosomenlarven, welche denen der Thecosomen sehr gleicht. Sie ist ein Merkmal, welches auf ein längeres pelagisches Leben der ausgebildeten Thiere hindeutet, denn pelagisch leben auch die Larven der Opisthobranchier. Wir möchten daher annehmen, dass die Gymnosomen auf ähnliche Formen wie die Thecosomen zurückzuführen sind und erst später die Veränderung erlitten, welche sie jetzt in Bau und Entwicklung zeigen. Dass sie in der zum Theil erhaltenen Fusssohle ein allem Anschein nach ursprünglicheres Merkmal zeigen, dürfte hierbei kaum in Betracht kommen, da einzelne primitive Charaktere auch bei sonstiger Umgestaltung erhalten bleiben können. Uebrigens steht es gar nicht fest, ob dieser Charakter noch von Anfang her erhalten ist.

[1]) Von Vertretern dieser Auffassung heben wir nur Fol, Spengel, Grobben, Boas und Pelseneer hervor. In R. Hertwig's Lehrbuch finden wir die Pteropoden als Unterabtheilung der Gastropoden, und Claus führt sie neuerdings ebenfalls als solche und zwar hinter den Opisthobranchiern auf.

Wenn wir die Pteropoden gesondert behandelten, so erscheint uns eine solche Stellung als besondere Abtheilung ausserhalb der Opisthobranchier in Folge ihres immerhin stark abweichenden Körperbaues berechtigt. Wir wollen damit die Beziehungen zu Formen wie den Bulliden, speciell Gasteropteron durchaus nicht in Abrede stellen. Es ist sogar möglich, dass sich zu diesen Formen entwicklungsgeschichtlich noch nähere Beziehungen ergeben werden, als sie jetzt schon bestehen. Dies würde der Fall sein, wenn die von C. Vogt beschriebene Entwicklungsgeschichte eines Cephalophoren sich wirklich auf Gastropteron bezöge, wie Gegenbaur vermuthet (No. 128). Diese Veligerlarve entwickelt zwei ganz flossenartige Gebilde, ohne sich in Folge verschiedener anderer Merkmale wirklich mit einer Pteropodenlarve vergleichen zu lassen. Die konische quergeringelte Schale ähnelt übrigens wieder einer Gymnosomenschale und würde zu der Larve eines Opisthobranchiers wenig passen. Sie wird noch innerhalb der Eischale abgestossen. Die Zugehörigkeit der in Rede stehenden Larve zu Gastropteron ist übrigens von Krohn (No. 58b) direct in Abrede gestellt worden, indem er eine andere Larve für die der betreffenden Schnecke hält. Uns ist nicht bekannt, ob seither über diese höchst interessante und für die Auffassung der Pteropoden möglicher Weise wichtige Larvenform wieder Beobachtungen gemacht wurden.

E. Pulmonaten.

Zu der Entwicklung der Pulmonaten bietet sich von den Opisthobranchiern her eine Ueberleitung durch das schon früher (pag. 1013) erwähnte Onchidium. Diese amphibiotisch an Seeküsten lebende Form entwickelt Embryonen mit grossem zweilappigen Velum. Beide Segellappen sind mit langen Wimpern besetzt, während an dem Einschnitt zwischen den Lappen kleine und zartere Cilien stehen. Der Embryo zeigt somit eine grosse Uebereinstimmung mit den Veligerlarven der Opisthobranchier. Obwohl das ausgebildete Thier schalenlos ist, besitzt der Embryo eine gewundene Schale ähnlich derjenigen der marinen Gastropoden. Dagegen fehlt das Operculum nach der von Joyeux-Laffuie gegebenen Darstellung (No. 51), und der im Veligerstadium schon sehr umfangreiche Fuss erscheint an der Vorder- und Rückseite in gleicher Weise mit zarten Wimpern bedeckt. Die Schale wird bereits während des Embryonallebens abgeworfen, und auch das Velum gelangt noch in der Eihülle zur Rückbildung.

In Bezug auf das nach Joyeux-Laffuie kaum zweifelhafte Fehlen des Operculums ist darauf hinzuweisen, dass den Pulmonaten ein solches überhaupt nicht zukommt; doch besitzt eine Lungenschnecke, Amphibola, einen Schalendeckel, welcher die gewöhnliche Beschaffenheit und Lage (hinten am Rücken des Fusses) zeigt (No. 66). Leider ist diese australische Form nur wenig bekannt, und eine genauere Kenntniss ihres anatomischen und ontogenetischen Verhaltens wäre recht erwünscht. Den Embryonen von Auricula und Scarabus soll allerdings nach Semper's Beobachtung ein Operculum zukommen (No. 118 II, pag. 100).

Nach dem Abwerfen der Schale erfährt der Mantel bei Onchidium eine Verschiebung gegen den Rücken hin, wodurch der vorher asymmetrisch (an der rechten Seite) gelagerte After in die Mediane zu liegen kommt. Mit dem Wegfall der Schale bahnt sich also secundär wieder eine symmetrische Lagerung der Organe an, eine Erscheinung, welche auch bei anderen Nacktschnecken (so bei verschiedenen Opisthobranchiern) ein-

treten kann, deren After wieder in die Mittellinie an das Ende des Eingeweidesackes rückt.

Bezüglich der weiteren Entwicklung von Onchidium ist hier nur zu erwähnen, dass dasselbe innerhalb des Eies bereits die Gestaltung des ausgebildeten Thieres annimmt.

Nahe Verwandte von Onchidium, die Vaginuliden, besitzen nach Semper's und Ihering's Beobachtung das vollentwickelte zweilappige Velum, sowie die Larvenschale nicht mehr (No. 116), obwohl die Laichmasse noch ganz dieselbe charakteristische Beschaffenheit zeigt wie bei Onchidium (pag. 991). Diese Formen würden sich somit als dem Landleben schon mehr angepasst erweisen, falls sich jene kurzen Mittheilungen über die Entwicklung derselben bewahrheiten.

Onchidium wie auch Vaginulus sind opisthopneumon, und dieses Merkmal zusammen mit den übrigen Organisationsverhältnissen, sowie dem Entwicklungsmodus dieser Schnecken, weist darauf hin, dass man in ihnen Formen vor sich hat, in denen sich die marinen Opisthobranchier zu landbewohnenden Thieren erheben. Die Zugehörigkeit der Onchidien und Vaginuliden zu den Pulmonaten, welche man auf Grund obiger Verhältnisse anzweifeln könnte (Joyeux-Laffuie), wird von den neueren Untersuchern dieser Schnecken aufrecht erhalten (v. Jhering No. 46, Simroth No. 120)[1]). Da auch bei den zweifellosen Pulmonaten das Veligerstadium noch vorhanden sein kann, wenn auch meist in ziemlich reducirtem Zustande, so wird sich vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte nichts gegen die Zugehörigkeit dieser Formen zu den Pulmonaten einwenden lassen, doch weist ihre Entwicklung ganz besonders darauf hin, dass man es in ihnen mit Uebergangsformen zu thun hat, wofür auch die Lebensweise besonders der Onchidien spricht (pag. 1014).

Was die Ausbildung des Velums betrifft, so soll gleich hier bemerkt werden, dass dasselbe nach Semper's Beobachtung bei einigen tropischen Formen (Auricula, Scarabus No. 118) in ähnlicher Weise wie bei Onchidium wohl entwickelt ist (R. Bergh No. 5, pag. 175). Semper nimmt an, dass die Larven dieser Formen frei im Meere schwimmen. Da sie, wie schon bemerkt, auch einen Schalendeckel besitzen, zeigen sie somit grosse Uebereinstimmung mit den Larven der Opisthobranchier. Im Allgemeinen tritt bei den Pulmonaten das Velum stark zurück. Dieselben durchlaufen das Stadium der Invaginationsgastrula. Bezüglich des Zustandekommens der letzteren finden sich bei den einzelnen Formen mannigfache Modificationen, welche durch den wechselnden Dotter bedingt sind. So erscheint der Urdarm in Folge seiner Zusammensetzung aus den grossen dotterreichen Zellen anfangs als ein massiges Gebilde mit engem Lumen, doch pflegt er sich später auszuweiten und stellt dann einen geräumigen Sack dar. Auch die anfangs enge Furchungshöhle weitet sich allmählich aus. Der Embryo zeigt jetzt eine rundliche Gestalt. Sein animaler Pol ist oftmals durch die dort liegenden Richtungskörper gekennzeichnet; am gegenüberliegenden vegetativen Pol findet sich der anfangs weite, später enger werdende und dann zumeist spaltförmige Blastoporus. Dieser schliesst sich von hinten nach vorn, doch kann dabei, wie es scheint, eine vordere kleine Oeffnung erhalten bleiben. Jeden-

[1]) Ganz neuerdings hat Plate sich in eingehender Weise mit dem Studium der Onchidien beschäftigt. Nach den von ihm gegebenen Mittheilungen (2. Versamml. der Deutsch. Zool. Gesellschaft in Berlin 1892) betrachtet auch er diese Schnecken als zu den Pulmonaten gehörig; doch findet er ebenfalls Beziehungen zu den Opisthobranchiern. Damit würden die obigen Ausführungen im Ganzen Geltung behalten, so viel wir aus jenen mündlich gemachten Mittheilungen entnahmen.

falls findet an dieser Stelle mittelst einer Ectodermeinsenkung die Bildung des Mundes statt, und wenn der Blastoporus erhalten bleibt, so wird er durch das Stomodaeum ziemlich weit nach innen an die Stelle des Mageneingangs verlegt (Fol No. 33, Rabl No. 91, Wolfson No. 131).

Die rundliche, an der Ventralseite oftmals etwas abgeplattete Form des Embryos erfährt durch das Auftreten der Schalendrüse, des Fusses und des Velums einige Veränderungen. Die Schalendrüse erscheint an der Rückenfläche gegenüber dem Munde als Ectodermeinstülpung (Fig. 618). Sie kann sich so tief einsenken, dass man sie verschiedentlich für die Anlage des Enddarmes gehalten hat. Später gleicht sie sich wieder aus, um die Schale in der gewöhnlichen Weise über sich abzuscheiden; bei Limax jedoch, deren Schale von Anfang an eine innere ist, wird die Schalendrüse taschenförmig und schnürt sich vom Ectoderm ab (Fol). Eine Vorwölbung des Körpers hinter dem Munde bezeichnet die Lage des Fusses (Fig. 618). Das Velum tritt in Form zweier (aus grossen vacuolenreichen Zellen gebildeter) querer Aufwulstungen vor dem Munde auf, welche sich bandförmig um einen grossen Theil des Vorderkörpers herumziehen, aber vorläufig nicht zum Schluss gelangen oder auch (bei dem oft sehr rudimentären Zustande des Velums) diesen völligen Schluss niemals erreichen, so z. B. bei Planorbis (Fig. 618 *v*). Auf diesem Stadium kann man den Embryo mit Ray Lankester der Trochophora gleichstellen; zuweilen wie bei Limnaeus ist auch die äussere Form der Trochophora noch bewahrt, indem vom Velum ein umfangreicher präoraler Abschnitt gegen den hinteren Theil abgegrenzt wird (Ray Lankester, Fol). Eine Verdickung am präoralen Pol bezeichnet die Scheitelplatte. Dass die für die Veligerlarven so charakteristische Zweitheiligkeit des Velums auch hier hervortritt, ist schon durch die Art und Weise seiner Entstehung bedingt. Gewöhnlich ist nicht nur das Veligerstadium, sondern auch die Trochophoraform bei den Pulmonaten stark reducirt, doch lässt sich die letztere in allen ihren Haupttheilen regelmässig noch nachweisen.

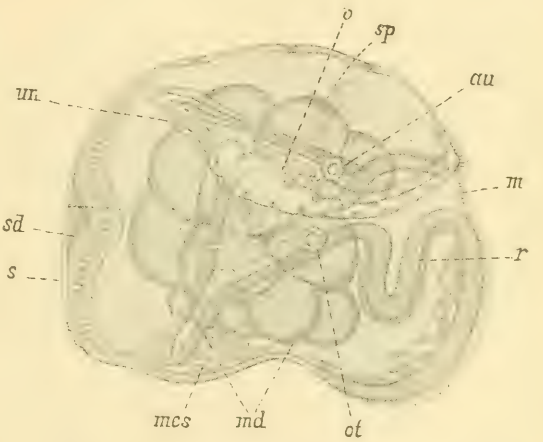


Fig. 618. Planorbis-Embryo von der Seite gesehen (nach Rabl).

au Auge, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *ot* Otolithenblase, *r* Radulatasche, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sp* Scheitelplatte, *un* Urniere, *v* Velum.

In dem etwa der Trochophora entsprechenden Stadium besteht der Darmkanal aus dem ectodermalen Vorderdarm, welcher schon bald als eine ventrale Aussackung die Radulatasche erhalten kann (Fig. 618 *r*), und dem höchst umfangreichen Mitteldarm (*md*). Die Zellen des letzteren haben zum Theil durch Aufnahme der von aussen her durch den Mund in das Darmlumen eingeführten Eiweissmasse ein aufgetriebenes Ansehen gewonnen (Fig. 618—620), zum Theil aber, und zwar an der

hinteren ventral gelegenen Parthie bleiben die Zellen kleiner, ja in Folge regerer Theilung werden sie hier sogar besonders klein. Sie bilden ein nach hinten gerichtetes Divertikel des Entoderms (Fig. 618) und repräsentiren die Anlage der bei Weitem grössten Parthie des Mitteldarmes. Die eiweisshaltigen Zellen, welche sich noch fort und fort vergrössern, gehen später in die Bildung der Leber über. Zunächst erscheint die Darmhöhle theilweise von jenen grossen, zum andern Theil von dem kleinzelligen Epithel begrenzt. Das hintere Divertikel des Mitteldarmes legt sich hinter dem Fuss in der ventralen Mittellinie an das Ectoderm an. Diese Stelle wölbt sich zunächst etwas nach aussen vor (Afterhöcker). Später verschmilzt das Entodermdivertikel hier mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters.

Die Uebereinstimmung des früher besprochenen Entwicklungsstadiums mit der Trochophora wird noch durch das Vorhandensein einer paarigen Urniere verstärkt, welche bei den Süsswasserpulmonaten eine höchst charakteristische Bildungsweise und Gestaltung besitzt (Fig. 618—620 *un*). Schon früh macht sich jederseits unter der dorsalen Parthie des Velums eine auffällig grosse Zelle bemerkbar, die den Hauptbestandtheil der Urniere zu liefern hat. Man hat diese Zellen für Velarzellen angesprochen, welche in die Leibeshöhle getreten sind (Wolfson), indem man dabei wohl von dem Vacuolenreichthum der Velarzellen, sowie von dem Verhalten jener Prosobranchier ausging, bei denen Complexe von jedenfalls excretorischen Zellen mit dem Velum in anscheinend naher Verbindung stehen. Diese Auffassung trifft wohl kaum das Richtige, sondern in Uebereinstimmung mit der sonst gewöhnlichen Bildungsweise der Urnieren ist derjenigen Darstellung das grössere Gewicht beizulegen, welche jene grossen Zellen vom Mesoderm ableitet (Rabl). Sie liegen an der hinteren Parthie der jetzt schon in der Auflösung begriffenen Mesodermstreifen. In jeder dieser Zellen tritt ein anfangs vacuolenartiger Hohlraum auf, welcher sich mit der bald eintretenden Verlängerung der Zelle ebenfalls in die Länge streckt. Letztere erfährt eine Knickung, und wie erwähnt stellt sie den Hauptbestandtheil der Urniere dar, deren Kanal somit intracellulär entsteht (Ganin No. 35, Rabl No. 91, Wolfson No. 131). Mit der grossen Urnierenzelle verbinden sich noch einige der zunächst gelegenen Mesodermzellen, und der Kanal gewinnt durch Verbindung mit dem Ectoderm eine Oeffnung nach aussen. Diese Oeffnungen liegen zu beiden Seiten hinter dem Velum. Bezüglich der freien inneren Endigung der Urnieren geht die Auffassung der Autoren mehr dahin, dass dieselbe eine gegen die primäre Leibeshöhle offene, wimpernde ist. Bei den Landpulmonaten ist dies mit grosser Sicherheit für Helix von P. und F. Sarasin angegeben worden (No. 102) und auch Jourdain, sowie de Meuron (No. 50 und 75) kamen zu diesem Resultat.

Die Urnieren der Landpulmonaten, welche bereits von O. Schmidt und Gegenbaur erkannt wurden, zeigen eine etwas andere Beschaffenheit, als diejenigen der wasserlebenden Formen. Zwar erscheinen sie auch als heberförmig gekrümmte Schläuche, die vor dem Mantelrand mit erweiterter Oeffnung nach aussen münden, aber sie setzen sich aus einer grösseren Anzahl epithelartig angeordneter Zellen zusammen, von denen sich keine durch besondere Grösse auszeichnet (Jourdain, Meuron, Sarasin).

Bei Helix lässt de Meuron die Urniere grösstentheils vom Ectoderm aus entstehen, meint aber, dass die innerste Parthie von den grossen Mesoderm-

zellen herkommen könne. Da diese aber bei den Wasserschnecken gerade den Hauptantheil liefern, so scheint auch dadurch die Herkunft der Urniere vom Mesoderm als das Wahrscheinlichere. Dass sich, wie bei den Urnieren der Prosobranchier, eine Ectodermeinstülpung an der Bildung der peripheren Parthie betheiligen kann und diese letztere bei den Landschnecken eine besonders grosse Ausdehnung gewinnt, ist deshalb noch nicht ausgeschlossen.

Zur Zeit, wenn die Urniere ihrer vollständigen Ausbildung entgegengeht, erfährt auch die äussere Gestalt des Embryos weitere Veränderungen. Die Schalendrüse beginnt ihre taschenförmige Gestalt wieder aufzugeben und sich allmählich auszugleichen. Noch erscheint das dem Schalenfeld zugehörige, ectodermale Epithel aus hohen Zellen gebildet. Ihm liegt die jetzt kappenförmig gewordene Schale auf. Der Schalenrand steckt wie in einem Falz, da sich hier eine Vorwulstung des Ectoderms bildet, der Mantelrand. Der ganze Embryo hat sich etwas verlängert; sein Fuss tritt deutlicher hervor (Fig. 619).

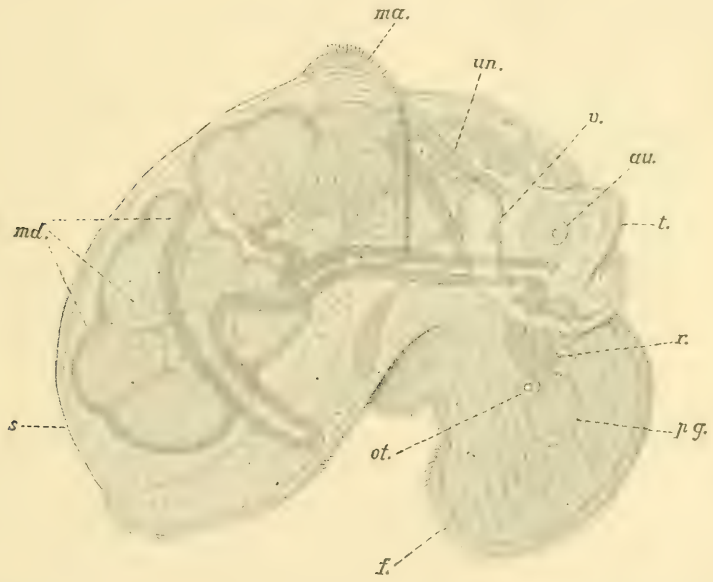


Fig. 619. Aelterer Planorbis-Embryo, von der Seite gesehen (nach Rabl). *au* Auge, *f* Fuss, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *ot* Otolithenblase, *pg* Pedalganglion, *r* Radulatasche, *s* Schale, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum.

Bei Limnaeus soll der Fuss aus der unpaaren Vorwölbung, welche er zuerst darstellt, in eine zweilappige Form übergehen (Ray Lankester). Es scheint, dass eine solche zweitheilige Bildung des Fusses bei den Gastropoden öfter vorkommt. Wir lernten Aehnliches bereits von Succinea, Patella und Vermetus kennen (pag. 1013). Fol beobachtete die später auftretende Zweitheiligkeit des Fusses ebenfalls bei Limnaeus, sowie auch bei Planorbis und Ancylus, bei welchen letzteren beiden Formen diese Erscheinung weniger deutlich hervortritt. Ray Lankester vergleicht dieselbe der bei den Pteropoden stattfindenden Umbildung des Fusses zu einer paarigen Flosse.

Wie durch die Ausbuchtung des Körpers zum Fuss an der Ventralseite eine beträchtliche Höhlung entsteht, so findet eine solche auch am präoralen Theil durch Ausweitung der vom Velum umgrenzten Parthie statt. Einen ganz entsprechenden Vorgang lernten wir bereits bei den Prosobranchiern (pag. 1026) kennen. Man bezeichnet den vorderen, aufgetriebenen Theil des Embryos als Kopfblase und den weiten Hohlraum als Kopfhöhle. Besondere Aufmerksamkeit ist besonders deshalb auf diese Parthie gelenkt worden, weil sie pulsirende Bewegungen ausführen kann, eine Eigenschaft, welche übrigens auch der Nackengegend und dem Fusse der Embryonen zukommt.

Es ist schon verschiedentlich davon die Rede gewesen, dass einzelne Bezirke der Körperdecke, und zwar solche, an welche sich viele Mesodermzellen ansetzen, Contractionen ausführen, die zuweilen ziemlich regelmässig aufeinander folgen und dann zu der Bezeichnung jener Bildungen als „Larvenherzen" geführt haben. Jedenfalls wird durch diese Contractionen eine Circulation der Leibesflüssigkeit veranlasst; ob sie freilich als ein wirkliches Pulsiren zu bezeichnen sind, scheint zweifelhaft. Zuweilen sind es ziemlich unregelmässige Bewegungen, welche auf diese Weise zu Stande kommen, und Rabl fand, dass gelegentliche Contractionen einzelner Körpertheile stattfinden, die dann Erweiterungen anderer Parthien zur Folge haben; von regelmässigen rhythmischen Bewegungen könne man aber nicht sprechen. In Folge der Contractionen bewegt sich der Embryo. Dass die Schneckenembryonen in der Eihülle vermöge ihrer reichen Bewimperung lebhaft rotiren, ist eine bekannte Erscheinung.

Wie der Embryo sich (durch Aufnahme des Eiweisses) selbständig ernährt, eine eigene Circulation und besondere Excretionsorgane besitzt, so mag ihm das Velum als Respirationsapparat dienen, eine Function, die es wohl auch bei den freischwärmenden Larven neben derjenigen der Locomotion besitzt. Bei den Embryonen der Landpulmonaten kommt zu diesem Behuf noch ein besonderes Organ zur Ausbildung, die Schwanzblase (Podocyste), von welcher weiter unten noch die Rede sein wird.

Die sehr umfangreiche Scheitelplatte der Embryonen hat sich bedeutend verdickt und ist zweilappig geworden. Nach Rabl's Darstellung sollte aus ihr das Cerebralganglion hervorgehen, dessen Bildung bei anderen Pulmonaten aber in einer hiervon abweichenden Weise geschildert wird (pag. 1061). Am Hinterende der „Scheitelplatte" entstehen als Ectodermgruben die Augen. Zwei umfangreiche, bald zapfenförmig erscheinende Erhebungen der Oberfläche, seitlich von den Augenbläschen, stellen die Anlage der Fühler dar. Beide Gebilde gehören dem präoralen Abschnitt an, während die Otolithenblasen hinter dem Velum auftreten (Fig. 619, 620 *au*, *t*, *ot*).

Bisher war der Embryo noch ziemlich symmetrisch gestaltet. Diese Symmetrie wird hauptsächlich durch die weitere Ausbildung der Schale gestört, welche nach der rechten Seite stärker als nach der linken wächst (Fig. 620). Davon wird natürlich auch der Mantelrand beeinflusst, der sich jetzt übrigens stärker aufgewulstet hat. Der After wird aus seiner medianen Lage mehr nach der rechten Seite gedrängt. Man sieht daraus schon, dass bei den Pulmonaten auch in der späteren Entwicklung ganz ähnliche Vorgänge statthaben, wie wir sie bei der Metamorphose der übrigen Gastropoden kennen lernten.

Bei der weiteren Ausbreitung des Mantels erfolgte dieselbe rascher an der rechten, als an der linken Seite. Vor dem After tritt eine Anfangs

seichte, bald aber tiefer werdende Einbuchtung auf, die Anlage der Athemhöhle. Sie breitet sich immer weiter aus, so dass After und Ausmündung der definitiven Niere in sie einbezogen werden. Nach aussen behält sie nur eine sich mehr verengernde Oeffnung, nämlich das an der rechten Seite des Körpers ziemlich weit vorn gelegene Athemloch.

Man hat die Bildung der Athemhöhle auch so aufgefasst, dass der Mantelrand mit dem Körper verwächst, bis auf eine kleine Oeffnung, welche als Athemloch in die sich stark vertiefende Athemhöhle führt. Damit dokumentirt sich die Athemhöhle als umgewandelte Mantel- bezw. Kiemenhöhle. Für die Basommatophoren kann dies in keiner Weise zweifelhaft sein, insofern bei einigen von ihnen noch eine Kieme darin gefunden wird (bei Amphibola z. B.). Dagegen hat man die Athemhöhle der Stylommatophoren für eine damit nicht homologe Bildung erklärt und sie für den ausgeweiteten, zum Respirationsorgan umgewandelten Ureter gehalten. So unterschied v. Jhering die Landpulmonaten als Nephropneusten von den Wasserpulmonaten, welche er als Branchiopneusten bezeichnete (No. 45 und 46). Unseres Erachtens liegt in der Bildungsweise der Athemhöhle bei den Landpulmonaten kein Grund vor, welcher eine so differente Auffassung der-

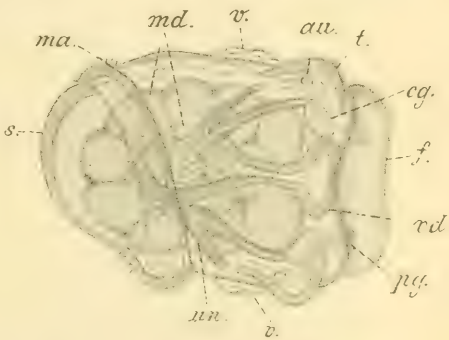


Fig. 620. Aelterer Planorbis-Embryo, vom Rücken gesehen (nach Rahl).

au Auge, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *pg* Pedalganglion, *s* Schale, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum, *vd* Vorderdarm.

selben rechtfertigte. Scheinbar in Form einer Ectodermeinsenkung, wie sie hier entsteht, kann die Mantelhöhle auch bei den Prosobranchiern zuerst auftreten. Die schon an und für sich sehr wahrscheinliche Homologie der Athemhöhle bei den Land- und Wasserpulmonaten wird ausserdem dadurch gestützt, dass bei einigen der ersteren (den Testacellen nach Plate No. 89) in ihr ein Sinnesorgan vorhanden ist, welches dem bei anderen Gastropoden in der Mantelhöhle neben der Kieme liegenden Spengel'schen Geruchsorgan entspricht.

Gegen das Ende derjenigen Periode des Embryonallebens, in welcher man den Embryo mit der Larve anderer Gastropoden vergleichen kann, erfahren die Sinus in Kopf und Fuss, welche zu der oben besprochenen embryonalen Circulation Veranlassung gaben, eine allmähliche Rückbildung. Desgleichen schwindet die Urniere, und dafür tritt die bleibende Niere in Function.

Die definitive Gestalt der Schnecke wird durch das Wachsthum der einzelnen jetzt schon angelegten Theile erreicht. Die Athemhöhle, sowie der Mantelrand dehnen sich mehr nach der linken Seite aus, und dasselbe thut die Schale. Der Kopf tritt deutlicher hervor, indem er sich vom Fuss abhebt. Dieser selbst hat bedeutend an Umfang zugenommen und sich seiner definitiven Gestalt mehr genähert. Das

Velum ist geschwunden, wobei sein Rest, nach Ray Lankester's Angabe, in die Lippentaster übergehen soll (pag. 1013), was nach der Lage des Velums (Fig. 619) ganz einleuchtend erscheint, aber von Fol als unwahrscheinlich hingestellt und von Wolfson direct in Abrede gestellt wird.

Noch ist die Schale napfförmig, aber bereits asymmetrisch gestaltet. Durch weiteres, ungleichmässiges Wachsthum nach einer Seite hin erfährt sie sowohl, wie der Eingeweidesack, die spiralige Drehung.

Bei unserer bisherigen Darstellung haben wir vor Allem die Entwicklung der Lungenschnecken des süssen Wassers, und zwar besonders einiger recht eingehend untersuchten Formen, wie z. B. die von Limnaeus und Planorbis, berücksichtigt. Darüber besitzen wir ausführliche Darstellungen von Ray Lankester (No. 63), Rabl (No. 91), Fol (No. 33), Wolfson (No. 131)[1]), auf welche bezüglich der Einzelheiten noch besonders hingewiesen wird. Fol hat auch verschiedene andere Süsswasser-

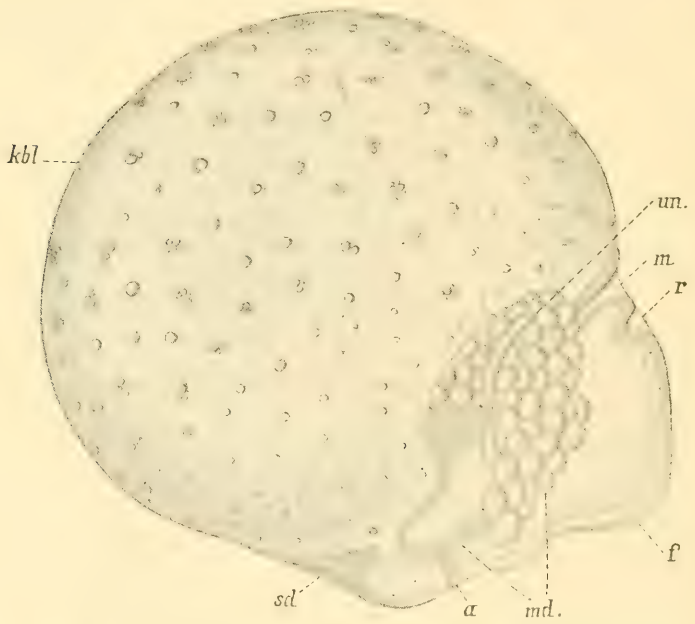


Fig. 621. Embryo von Helix pomatia vom 7. Tage, in seitlicher Ansicht (nach Fol).

a After, *f* Fuss, *kbl* Kopfblase, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *un* Urniere.

schnecken, sowie auch die Landpulmonaten in den Kreis seiner ausgedehnten Untersuchungen gezogen. Die letzteren Formen, welche schon früher von Gegenbaur (No. 36) studiert wurden, weichen in einzelnen Punkten ihrer Entwicklung von den Wasserpulmonaten ab, und verlangen daher in dieser Hinsicht noch eine gesonderte Behandlung.

[1]) Bezüglich der übrigen recht umfangreichen Litteratur der Pulmonaten-Entwicklung sei auf das Litteraturverzeichniss und den Text verwiesen.

Die Entwicklung der Landpulmonaten ist durch die Ausbildung höchst umfangreicher, provisorischer Organe, nämlich einer Kopf- und Fussblase charakterisirt. Diese Larvenorgane treten schon früh auf. In einem Stadium, welches etwa der Trochophora entsprechen würde, zeichnen sich die Embryonen (von Limax, Arion, Helix, Clausilia) durch den Besitz einer mächtigen Auftreibung des präoralen Theiles aus. Diese Kopfblase ist in dem betreffenden Stadium so umfangreich, dass die übrigen Theile des Embryos fast ganz dagegen zurücktreten. Dieselben hängen der fast kugelrunden, mächtigen Kopfblase wie ein Nucleus an. Auch in einem etwas späteren Stadium (Fig. 621) ist die Kopfblase (*kbl*) noch sehr umfangreich, aber hier wölbt sich der Fuss bereits vor und beginnt sich ebenfalls blasenförmig aufzutreiben. Man sieht, dass von der Gestalt der Trochophora hier nicht mehr viel übrig geblieben ist. Uebrigens besteht auf einem etwas früheren, als dem in Fig. 621 abgebildeten Stadium noch ein Ueberrest des Velums. Dasselbe wird durch zwei

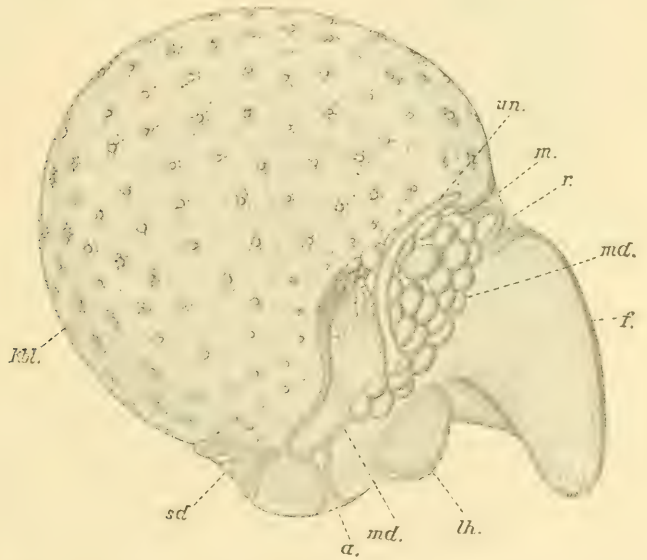


Fig. 622. Embryo von Helix pomatia, vom 10. Tage in seitlicher Ansicht (nach Fol).

a After, *f* Fuss, *kbl* Kopfblase, *lh* Larvenherz, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *un* Urniere.

quere Wimperleisten repräsentirt, welche zu beiden Seiten des Mundes liegen und gegen die Schalendrüse zu verlaufen. Sie reichen nicht bis an den Mund heran und schwinden schon bald wieder. Bei Arion und Limax ist ein Velum nicht mehr aufzufinden (Fol). Wie die Embryonen der Wasserpulmonaten, vermögen auch die der Landpulmonaten im Ei zu rotiren, da sie mit Wimpern bedeckt sind.

Die Lage der einzelnen Organe des Embryos wird am besten durch eine Betrachtung der Fig. 621 klar. An den Oesophagus schliesst sich der im vorderen Abschnitt aus grossen, eiweisshaltigen Zellen bestehende und hinten aus kleineren Entodermzellen zusammengesetzte Mitteldarm an. Der After liegt hinter der Fussauftreibung, und dahinter, die Dorsal-

seite markirend, bemerkt man die Schalendrüse. Eine neben dem Munde gelegene Grube stellt die Anlage der Radulatasche dar, welche nach Fol an dem noch nicht völlig eingesenkten Vorderdarm, also zunächst neben der Mundöffnung entsteht, aber bald in den Vorderdarm einbezogen wird. Neben dem Mitteldarm bemerkt man den noch nicht geknickten Urnierenschlauch, der nach Fol an der hinteren Basis des Fusses nach aussen mündet. Ungefähr in dieser Gegend, jedoch etwas hinter dem Fuss, liegt ein von Fol als Larvenherz bezeichnetes Gebilde.

Das sog. Larvenherz (Fig. 622 *lh*) besteht aus einer Vorbuchtung des Ectoderms, mit welcher sich zahlreiche Mesodermzellen verbinden. Diese besonders differenzirte Parthie der Körperdecke, welche bei der späteren Bildung der Mantelhöhle in diese einbezogen und somit mehr nach der rechten

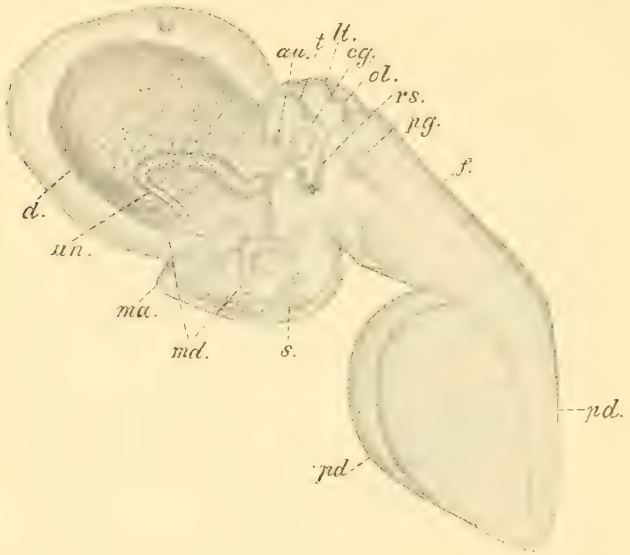


Fig. 623. Aelterer Embryo von Limax maximus, in seitlicher Ansicht (nach Fol).

au Auge, *cg* Cerebralganglion, *d* Dottermaterial, *f* Fuss, *lt* Lippentaster, *ma* Mantelfalte, *md* Mitteldarm, *ol* Oberlippe, *pd* Podocyste, *pg* Pedalganglion, *rs* Radulasack, *s* Schale, *t* Tentakel, *un* Urniere.

Seite verlagert wird, führt regelmässig pulsirende Bewegungen aus und wird von Fol als eine die embryonale Circulation befördernde Einrichtung aufgefasst. Es gehört also in die Kategorie der sog. Larvenherzen, von denen bereits früher die Rede war (pag. 1028).

Während die Kopfblase in den späteren Stadien an Umfang abnimmt, wächst der Fuss bedeutend in die Länge. Zunächst ist er cylinderförmig, doch dehnt er sich bald mehr und mehr aus und stellt jetzt ein kolbiges Gebilde von mächtigem Umfang dar (Fig. 623). Als Schwanzblase, oder neuerdings als Podocyste (Jourdain, Sarasin) hat man diese umfangreiche Blase bezeichnet. Da reichlich Mesodermzellen in ihr vorhanden sind, die sich der Wand anlegen, vermag sie sich zu contrahiren und führt abwechselnd mit der Kopfblase rhythmische Bewegungen aus.

Offenbar hat man es in diesen blasigen Auftreibungen des Körpers wieder mit Circulations-, bezw. Respirationsvorrichtungen zu thun, und es mag sein, dass sie auch der Ernährung dienen, indem sich hier diosmotische Vorgänge abspielen.

Ganz besonders umfangreich wird die Podocyste bei den Embryonen verschiedener Helix-Arten (Gegenbaur, v. Ihering, Fol, Sarasin). Hier verbreitert sie sich nach beiden Seiten hin und nimmt dadurch die Form einer breiten Platte an, welche gegen Ende der „Larvenperiode" beinahe den ganzen Innenraum der Eischale austapezirt. Von einer ceylonesischen Helix (H. Waltoni, Fig. 624) beschreiben P. u. F. Sarasin, wie die Podocyste die bereits mehrfach gewundene Schale des hier sehr grossen Embryos wie eine Kappe überzieht. Auch bei dieser Form, bei welcher die Fussblase eine ganz besonders starke Ausdehnung erreicht, wurden pulsirende Bewegungen derselben wahrgenommen. Wenn sie ihre grösste Ausdehnung erreicht hat, verläuft im Innern des Fusses von ihr aus je ein weiter Längscanal an der Ventralseite nach dem Gehirn und am Fussrücken nach den von einem Blutsinus umgebenen Eingeweiden hin. Es besteht somit neben der definitiven noch eine provisorische Circulation.

Fig. 624. Embryo von Helix Waltoni, von der Seite gesehen (nach P. und F. Sarasin).

kb Kopfblase, *ml* Mundlappen, *mw* Mantelwulst, *pd* Podocyste, *s* Schale, *spl* Sinnesplatte, *t* oberer, *t'* unterer Tentakel.

Gegen Ende des Eilebens verliert die Fussblase an Umfang. Man sieht sie zunächst noch als ein gefaltetes Organ dem Fusse anhängen, bis auch dieser Rest schwindet, indem er resorbirt wird. Der Fuss nimmt dabei seine definitive Form an. Eine Einstülpung, welche erst spät an ihm in der Nähe des Mundes auftritt und sich schlauchartig nach hinten verlängert, ist die Anlage der Fussdrüse (Fol).

Abgesehen von der Ausbildung der hier besonders umfangreichen Embryonalorgane, verläuft die weitere Entwicklung des Embryos in ähnlicher Weise, wie wir sie von anderen Gastropoden und speciell Pulmonaten kennen gelernt haben. Dies gilt auch für die Schale, insofern dieselbe nicht eine rudimentäre und innere ist, wie bei vielen Landschnecken. Im letzteren Fall, wie bei Limax und Arion, schnürt sich die Schalendrüse aus der Verbindung mit dem Ectoderm ab, wie schon früher erwähnt wurde. Die Schale bleibt eine innere, unter dem Mantel verborgene und ist rudimentär. Bei Arion besteht sie nur noch aus einzelnen Kalkkörnern.

Auffällig ist, dass bei Clausilia nach Gegenbaur's Beobachtung die Schale zuerst ebenfalls im Innern liegt, umschlossen von dem Epithel der Schalendrüse. Erst dadurch, dass dieses letztere, sowie das darüber liegende Mantelgewebe schwindet, soll die bis jetzt innere Schale zu einer äusseren werden, die sich nunmehr erst weiter ausbildet und die gewundene Form erhält. Unseres Wissens ist diese nicht recht erklärliche Beobachtung Gegen-

BAUR's später nicht kontrollirt worden. Man ist geneigt, die geschilderte Erscheinung so zu erklären, dass über der im Innern der Schalendrüse gelegenen Schale eine kleine Oeffnung erhalten bleibt und es sodann zu einem allerdings sehr verspäteten Ausgleichen der Schalendrüse kommt.

6. Die Bildung der Organe.

A. Die Schale.

Die Bildung der Schale musste schon bei der Ausgestaltung der äusseren Körperform mehrfach berücksichtigt werden, so dass hier nur wenig hinzuzufügen ist. Sie entsteht von der Schalendrüse aus. Wenn sich diese ausgeglichen hat, erscheint die Schale kappenförmig. Zunächst liegen die Verhältnisse also ganz ähnlich, wie bei den Lamellibranchiaten. Auch hier entsteht zuerst ein Schalenhäutchen, unter welchem später die Ablagerung der Kalksubstanz erfolgt. Die weiteren Vorgänge der Schalenbildung sind wohl im Ganzen ähnlicher Natur wie bei den Muscheln, bei welchen wir näher auf dieselben eingingen (vgl. pag. 955). Von dem ungleichmässigen Auswachsen der Schale, welches zur Windung derselben führt, wurde ebenfalls bereits gesprochen (pag. 1024), desgleichen von besonderen Gestaltungsformen der Schale, wie sie z. B. den Pteropoden zukommen, sowie von dem gänzlichen, oder theilweisen Verlust der Schale bei den Heteropoden, Opisthobranchiern, Pteropoden und Pulmonaten.

Auffallender Weise zeichnen sich einige besonders niederstehende Gastropoden, wie Haliotis und mehr noch Patella und Fissurella, durch ein Zurücktreten der Windungen aus. Die Schale wird flach napfförmig. In der Jugend aber war die Schale, wie die anderer Gastropoden, deutlich gewunden. Besonders anschaulich tritt dies bei Fissurella hervor, wie aus den Figuren 625 *A—C* zu erkennen ist. Anfangs ist die Schale ganzrandig, später aber tritt am Rande ein Spalt auf, welcher über dem diesen Formen zukommenden Mantelschlitz gelegen ist (Fig. 625 *A*). Der Schalenschlitz beansprucht deshalb ein besonderes Interesse, weil er bereits den ältesten fossilen Gastropoden, nämlich den schon im unteren Silur vorhandenen Pleurotomarien zukommt[1]). Die Entwicklung von Fissurella weist darauf hin, dass diesen geschlitzten Formen ganzrandige vorausgegangen sind. Bei vielen Formen bleibt der Schlitz als solcher erhalten (Scissurella, Emarginula und fossile, sowie recente Pleurotomarien), bei anderen wird der Schlitz während des Weiterwachsens der Schale theilweise überbrückt, so dass, wie bei Haliotis, eine Reihe hintereinander liegende Oeffnungen in der Schale entsteht, oder er wird grossentheils von einer, sich durch besondere Structur auszeichnenden Schalensubstanz verschlossen, welche nunmehr als „Schlitzband" über die Windungen hinläuft. Bei Fissurella wächst die Schale ganzrandig weiter (Fig. 625 *B*). Durch Reduction des gewundenen Theils der Schale und ziemlich gleichmässiges Auswachsen derselben kommt der Schalenschlitz schliesslich in die Mitte zu liegen (Fig. 625 *C*). Die Schale von Fissurella ist jetzt aus der gewundenen in eine flach napfförmige Form übergegangen, was jedenfalls, wie bei den mit ähnlichen einfachen Schalen versehenen Schnecken, von der Lebens-

[1]) Eine Darstellung von der Entwicklung der Gastropoden in den verschiedenen Erdperioden wurde durch KOKEN (No. 56) gegeben.

weise derselben herkommt und, wie man aus der Entwicklung sieht, als eine Reductionserscheinung aufzufassen ist. Die Symmetrie der ausgebildeten Schale ist somit secundärer Natur.

B. Das Nervensystem.

Die gewöhnlichste Form der Entstehung des Nervensystems ist die durch Delamination (Fig. 628 *cg, pl, p*, pag. 1064), doch kann nach den neueren Untersuchungen nicht daran gezweifelt werden, dass in gewissen Fällen das Cerebalganglion, oder doch ein Theil desselben, durch eine Einstülpung des Ectoderms gebildet wird. Soweit bisher bekannt, gilt dies nur für das Cerebralganglion; alle anderen Ganglien entstehen als Verdickungen des Ectoderms, die sich später von letzterem abspalten.

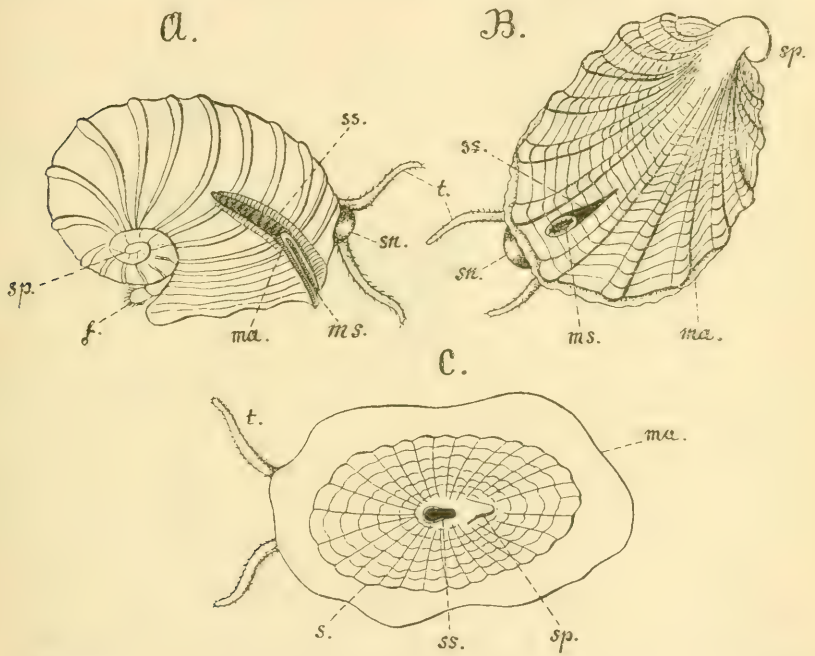


Fig. 625. *A—C* junge Fissurellen in verschiedenen Entwicklungszuständen (nach Boutan).

C steht dem ausgebildeten Thier schon sehr nahe.

f Theil des Fusses, *ma* Mantel, *ms* Mantelschlitz, *s* Schale, *sn* Schnauze des Thieres, *sp* Schalenspitze, *ss* Schalenspalt, *t* Tentakel.

Zum besseren Verständniss der Entwicklungsvorgänge dürfte eine Orientirung über den Bau des ausgebildeten Nervensystems schon deshalb erwünscht sein, weil über die Bezeichnung der einzelnen Theile ziemliche Verwirrung herrscht und nicht nur ein und dasselbe Ganglion eine Anzahl verschiedener Namen trägt, sondern auch verschiedene Ganglien mit gleichlautendem Namen belegt werden. Wir stellen daher einige Hauptformen des Nervensystems nebeneinander (Fig. 626 *A—C*).

Das Nervensystem der Gastropoden besteht zunächst aus den beiden Cerebralganglien, welche durch die über dem Schlund verlaufende Cerebral-

commissur verbunden sind (*A—C*, *cg*). Unterhalb des Schlundes und dem Fuss zugerechnet liegen die Pedalganglien (*peg*), welche unter sich durch eine Commissur verbunden werden und sich auch durch Commissuren mit den Cerebralganglien vereinigen. Dadurch ist eine dem Schlundring der Anneliden und Arthropoden entsprechende Bildung gegeben. Anders verhält es sich mit den weiteren Bestandtheilen des centralen Nervensystems. Von den Cerebralganglien verläuft nämlich jederseits ein sehr ansehnlicher Strang nach hinten, welcher zu zwei seitlichen Ganglien, den Pleuralganglien, anschwillt (*A—C*, *plg*). Dieselben verbinden sich mit den Pedalganglien. Von den Pleuralganglien aus verlaufen ebenfalls zwei seitliche Stränge nach hinten und endigen in zwei unterhalb des Darmkanals gelegenen, mit einander verbundenen Ganglien, den Abdominalganglien (Fig. 626 *B*, *abg*). In diese als Pleurovisceralcommissuren bezeichneten Seitenstränge ist jederseits

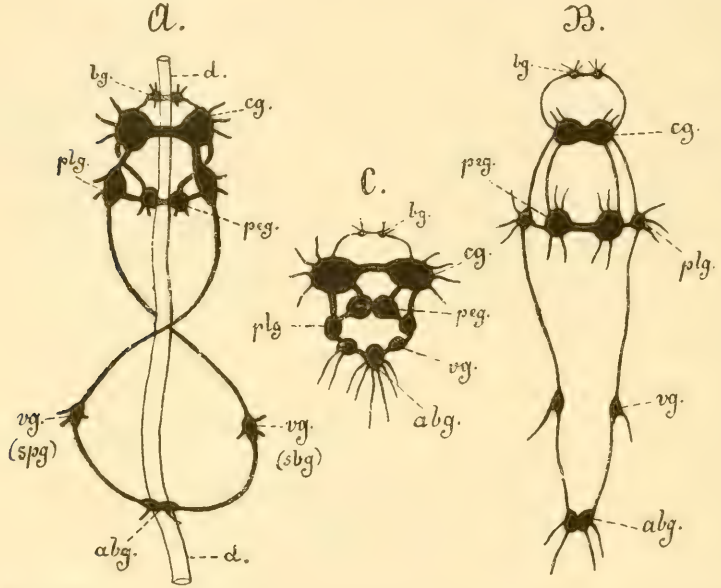


Fig. 626. *A—C* Schematische Darstellung des Nervensystems eines Prosobranchiers (*A*), Opisthobranchiers (*B*) und Pulmonaten (*C*).
abg Abdominalganglion, *bg* Buccalganglion, *cg* Cerebralganglion, *d* Darmcanal, der schematisch gerade gestreckt eingezeichnet wurde, *peg* Pedalganglion, *plg* Pleuralganglion, *sbg* und *spg* Sub- und Supraintestinalganglion, *vg* Visceralganglion.

ein Ganglion eingelagert. Diese beiden Ganglien kann man als Visceralganglien bezeichnen (*B* und *C*, *vg*). Bei den Prosobranchiern erleidet die Pleurovisceralcommissur durch die früher besprochene Drehung des Körpers (vgl. pag. 1022 und Fig. 600) eine Verlagerung, indem die rechtseitige Commissur über, die linksseitige unter den Darm zu liegen kommt (Fig. 626 *A*). Das ursprünglich rechte Visceralganglion ist dadurch nach links verlagert und wird zum Supraintestinalganglion (*spg*), während das ursprüngliche linke Visceralganglion nun rechts gefunden und als Subintestinalganglion (*sbg*) bezeichnet wird. Die Abdominalganglien (*abg*) kommen infolge der Drehung dorsal vom Darm zu liegen. Es ist also die für die Prosobranchier charakteristische Kreuzung der Pleurovisceralcommissuren (die Chiastoneurie) eingetreten.

Bei den Pulmonaten erleiden die einzelnen Commissuren zumeist eine bedeutende Verkürzung und das ganze Nervensystem erscheint stark zusammengedrängt (Fig. 626 C).

Das Cerebralganglion möchte man ohne Weiteres auf die Scheitelplatte der Trochophora zurückführen, wenn nicht ziemlich übereinstimmend angegeben würde, dass es in Form zweier von einander getrennten Ectodermverdickungen entsteht (Fig. 628 *cg*), die sich erst später zur Bildung der Commissur vereinigen. Zwar ist seine Bildung auch so beschrieben worden (bei Bythinia von P. Sarasin No. 101), dass die beiden Ectodermwülste anfangs durch eine mediane Wucherung des Ectoderms in Verbindung stehen, und somit eine (wenigstens ihrem Ursprung nach) gemeinsame Anlage darstellen, doch wird diese an und für sich sehr wahrscheinliche Bildungsweise nicht nur für die nämliche Form (Bythinia), sondern auch für die verwandte Paludina direct in Abrede gestellt (v. Erlanger No. 27 und 28). Die beiden Verdickungen gehören dem Velarfeld an und liegen an dessen Seitenparthien vor dem Munde. Auch wenn die Bildung des Cerebralganglions mit Hilfe einer Einstülpung erfolgt, ist die Anlage eine paarige. Bei den Pulmonaten, von denen diese Art der Gehirnbildung am besten bekannt ist, entstehen zuerst die beiden Ectodermverdickungen, welche auch hier die Hauptmasse des Cerebralganglions liefern, in der gewöhnlichen Weise. Dann, wenn sie schon zum Theil vom Ectoderm losgelöst sind, tritt am unteren Rande des oberen Fühlers eine Einsenkung des Ectoderms auf, welche tiefer und tiefer wird, sich also zu einem schlauchförmigen Gebilde formt (Sarasin's Cerebraltuben). Nach P. und F. Sarasin's Beobachtungen von Helix Waltoni sind bei dieser Form jederseits zwei solcher Cerebraltuben vorhanden (Fig. 627 *A*, *ct*), während bei Limax nur eine an jeder Seite gefunden wurde (Henchman No. 42, F. Schmidt No. 110). Die Cerebraltuben legen sich mit dem blinden Ende an die schon weiter differenzirten Anlagen der Cerebralganglien (Fig. 627 *A*, *ct*, *cg*), und verschmelzen mit ihnen zur Bildung der, als Lobus accessorius bekannten Gehirnparthie (Fig. 627 *B*, *ct*). Sie schnüren sich dann von dem oberflächlichen Epithel ab. Noch ist ihr Lumen als Spaltraum zu erkennen (Fig. 627 *B*), doch schwindet dieser bald gänzlich, womit der Hauptsache nach die Bildung des Gehirns beendigt ist. Eine Differenzirung der Hauptparthie in Ganglien- und Fasermasse war schon vorher aufgetreten.

Durch die Sarasin'sche Beobachtung der Cerebraltuben, welche im Ganzen durch F. Schmidt's und A. Henchman's Untersuchungen bestätigt wurden, konnten die Widersprüche beigelegt werden, welche sich insofern bei der Entstehung der Cerebralganglien geltend machten, als die einen Autoren dieselben durch Invagination, die andern sie bei den nämlichen oder verwandten Formen durch Delamination entstehen liessen. Beide Bildungsweisen bestehen in gleicher Weise zu Recht, und wenn der eine oder der andere Entstehungsmodus beobachtet wurde, so mochte es sich nur um verschiedene alte Stadien gehandelt haben. In dieser Hinsicht bedürfen diejenigen Formen, bei denen die Bildung des Gehirns ebenfalls in Form zweier Einsenkungen des Velarfeldes erfolgt, wie dies nach Fol's Angaben bei den Pteropoden der Fall sein soll, noch einer genaueren Untersuchung. Die beiden Einstülpungen dürften jedenfalls vorhanden sein, wie aus Fol's Darstellung zu entnehmen ist, aber es frägt sich, ob sie nur einen Theil oder das gesammte Cerebral-

ganglion liefern. Aus der bisherigen Darstellung ist eher das letztere zu entnehmen, und dies erscheint auch nicht unmöglich, wenn man sieht, dass auch bei einem Prosobranchier (Vermetus) das ganze Cerebralganglion aus zwei Einstülpungen seinen Ursprung nehmen soll (Salensky). Dieselben legen sich zunächst in Form zweier verdickter Platten auf dem Velarfeld an und diese senken sich erst in die Tiefe. Die beiden so entstandenen Röhren vereinigen sich zur Bildung des Gehirns und lösen sich vom oberflächlichen Ectoderm ab. In ganz ähnlicher Weise sahen wir die Bildung des Cerebralganglions bei Dentalium verlaufen (pag 983). Es wäre jedenfalls von Interesse, zu erfahren, wie sich dieses Verhalten mit dem von den Pulmo-

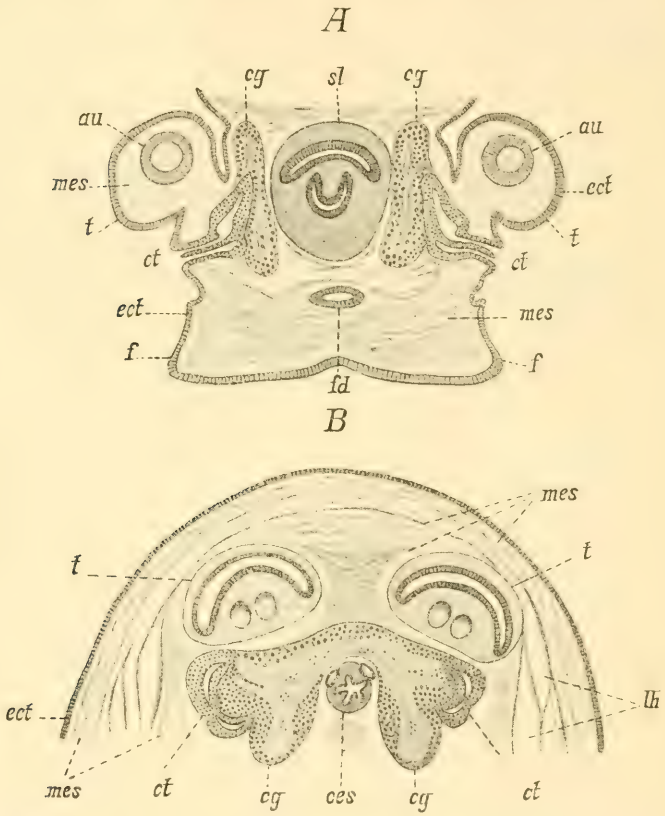


Fig. 627. *A* und *B* Querschnitte zweier verschieden alter Embryonen von Helix Waltoni in etwas schematisirter Darstellung (nach Präparaten von P. und F. Sarasin).

In *A* ist die dorsale, in *B* die ventrale Parthie des Schnittes weggelassen.

au Auge, *cg* Cerebralganglion, *ct* Cerebraltuben (in *B* bereits als Lobus accessorius des Gehirns zu erkennen), *ect* Ectoderm, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *lh* Leibeshöhle, *mes* Mesodermgewebe, *oes* Oesophagus (darüber in *B* die Speicheldrüsengänge), *sl* Schlundmasse (in *A* mit dem Querschnitt des Oesophagus und der Zungentasche), *t* Tentakel.

naten geschilderten vereinigen lässt. Die gewöhnlichere Form scheint jedenfalls die durch Delamination zu sein, welche bei verschiedenen Prosobranchiern (von Sarasin, Wolfson, Haddon, Mc Murrich, v. Erlanger

u. a.), bei Heteropoden (von Fol) und vielleicht auch bei Opisthobranchiern (von Ray Lankester) beobachtet wurde.

Die Pedalganglien entstehen seitlich oder mehr an der unteren Fläche des Fusses, in der Nähe der Otolithenblasen, deren Lage schon in der vorhergehenden Darstellung zu verschiedenen Malen angegeben wurde (Fig. 628 *B*, *p*). Sie sollen ebensowenig unter sich, wie mit den Cerebral- und den übrigen Ganglien in Verbindung stehen. Die **Commissuren und Connective**[1]) sind secundäre Bildungen, d. h. sie entstehen erst nach Loslösung der Ganglien vom Ectoderm durch Auswachsen der letzteren, wie die Untersucher in recht übereinstimmender Weise angeben. Wo die Ganglien an und für sich nicht weit von einander entfernt liegen, wie bei den Pulmonaten, kann die Verbindung zwischen den einzelnen Ganglien leicht durch das fortschreitende Wachsthum derselben herbeigeführt werden, indem besonders die gegen einander gerichteten, vorgestreckten Parthien bald zur Berührung kommen.

Zwischen den beiden Pedalganglien tritt bei den Pulmonaten ausser der ursprünglichen noch eine zweite schwächere Commissur auf, die weiter nach hinten gelegen ist. Da diese zweite Commissur auch beim ausgebildeten Thier vorhanden ist, so lag die Vermuthung nahe, es möchte sich um zwei Ganglienpaare handeln, doch bietet die Entwicklung hierfür keinerlei Anhalt, indem sich jedes der beiden Ganglien als einheitliches Gebilde anlegt und erst secundär jene scheinbare Zweitheilung auftritt (F. Schmidt).

Bezüglich des Bildungsmodus der Commissuren und Connective soll gleich hier auch für die übrigen bemerkt werden, dass man dieselben, soweit man ihre Entstehung überhaupt verfolgte, durch Auswachsen peripherer Parthien der Ganglien entstehen liess und diesen Modus auch für den Ursprung der peripheren Nerven annimmt (Salensky, Henchman, v. Erlanger, F. Schmidt u. a.). Zwar hatte, wie schon oben bemerkt wurde, P. Sarasin für die beiden Hälften des Cerebralganglions eine gemeinsame Loslösung vom Ectoderm angegeben, und Rabl nahm, wie wir (pag. 1052) sahen, die Entstehung der Cerebralganglien von einer einheitlichen Anlage, der Scheitelplatte an. Es liegt dann jedenfalls nahe, dass aus der mittleren Parthie der gemeinsamen Ectodermverdickung die Cerebral-Commissur hervorgehen möchte. Eine derartige Entstehung der Commissuren und Connective hat überhaupt viel Wahrscheinlichkeit für sich, doch wird sie durch die vorliegenden Beobachtungen nicht gestützt, um so weniger als gerade auch für die von Sarasin untersuchte Bythinia eine gemeinsame Entstehung der beiden Cerebralverdickungen in Abrede gestellt wird (v. Erlanger Nr. 28).

Die Buccalganglien entstehen, wie zuerst P. Sarasin zeigte und die nachfolgenden Untersucher bestätigten, als Zellenwucherungen des Stomodäums. Die Wand desselben verdickt sich, und während die nach innen gelegenen Zellen die cylindrische Gestalt beibehalten, tritt nach aussen zu eine Menge kleinerer Zellen auf (Fig. 628 *B*, *bg*). Diese differenziren sich in zwei, neben dem Stomodäum und der Zungentasche gelegene Zellwülste, die Anlagen der Buccalganglien.

Die Bildung der Buccalganglien erinnert einigermaassen an diejenige des Ganglion frontale bei den Insecten, welche ebenfalls von dem Stomodäum ausgeht (vgl. pag. 825).

[1]) Mit Lacaze-Duthiers und Spengel (No. 122) bezeichnen wir die Verbindungsstränge der Ganglien ein und derselben Seite als Connective, die Querverbindungen der rechts und linksseitigen Ganglien als Commissuren.

Die Pleuralganglien werden bei Paludina und Bythinia in Form zweier seitlicher, hinter dem Velum und etwas ventral gelegener Ectodermverdickungen gebildet (Fig. 628 *A*, *pl*), und auch die beiden **Intestinalganglien** entstehen in seitlicher und ventraler Lagerung, jedoch weiter nach hinten, als die Pleuralganglien (v. Erlanger). Sie liegen in der Gegend des Mantelrandes und der Einschnürung, welche die Visceralmasse von der Kopf- und Fussparthie des Körpers trennt, seitlich und etwas ventral vom Darmkanal. Von Wichtigkeit ist, dass beide ganz symmetrisch angelegt werden, und dass ihre, für die Prosobranchier so charakteristische, asymmetrische Lagerung erst später eintritt. Sie ist eine Folge des ungleichmässigen Wachsthums der Körperregionen, vermöge deren das rechte Intestinalganglion sich dorsalwärts zu verschieben beginnt und später oberhalb des Vorderdarmes gefunden wird, während das linke unterhalb desselben liegt. Beide Ganglien sind dadurch zum Supra- und Subintestinalganglion geworden.

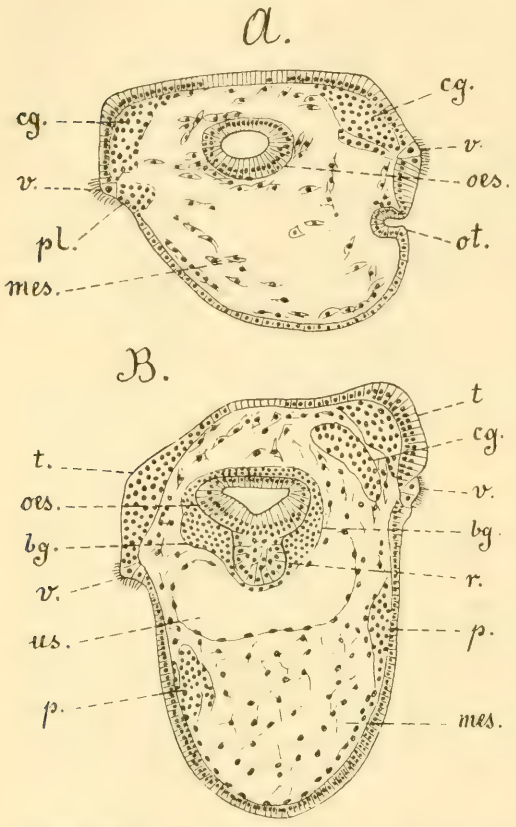


Fig. 628. *A* und *B* Querschnitte durch die vordere Gegend zweier Paludina-Embryonen im Stadium der Fig. 599 *A* und *B* pag. 1018 (nach v. Erlanger).

bg Buccalganglion, *cg* Cerebralganglion, *mes* Mesodermgewebe, *oes* Oesophagus, *ot* Otocyste, *p* Pedalganglion, *pl* Pleuralganglion, *r* Radulatasche, *t* Tentakelanlage, *us* Ursinus, *v* Velum.

Der Verlauf dieses Processes wurde in theoretischer Hinsicht schon früher betrachtet und durch die Fig. 600 *A—E*, pag. 1022, illustrirt. In der Ontogenie ist der Vorgang jedenfalls ein ähnlicher, doch tritt er wegen der noch mangelnden oder schwer wahrzunehmenden Verbindungsstränge nicht so deutlich hervor. Ueberhaupt ist das Studium der Entwicklung des Nervensystems dadurch vielfach erschwert, dass die ectodermalen Anlagen sich wenig deutlich gegen das Mesoderm abgrenzen, wie aus den textlichen und bildlichen Darstellungen sowohl älterer als neuerer Autoren zu entnehmen ist. Diese Schwierigkeit hatte wohl die durch Bobretzky's Untersuchungen (Nr. 11) veranlasste und mehrfach wiederholte Auffassung von dem mesodermalen Ursprung des Nervensystems bei den Gastropoden hervorgerufen.

Das Abdominalganglion entsteht bei Paludina und Bythinia als eine unpaare Ectodermverdickung am Boden und Hinterende der Mantelhöhle, wo es dorsal vom Herzen gefunden wird.

Wie bereits erwähnt, sollen alle Ganglien getrennt von einander entstehen und sich erst secundär durch Commissuren verbinden. Wenn die Ganglien, wie bei Bythinia sehr nahe an einander liegen, sind sie nach Erlanger beim Embryo mehr getrennt und rücken erst später zusammen. P. Sarasin liess gerade bei der genannten Form die Pedal- und Intestinalganglien, sowie das Abdominalganglion aus einer gemeinsamen ventralen Ectodermwucherung hervorgehen und konnte sie daher der Bauchganglienkette der Anneliden vergleichen, während jetzt die Auffassungen mehr dahin gehen, dass nur die Pedalganglien oder besser die (bei niederen Prosobranchiern mit queren Verbindungssträngen versehenen) Pedalstränge als eventuelles Homologon des Bauchmarks anzusehen sind.

Auch bei den Pulmonaten legen sich trotz der ihnen eigenen starken Concentration des Nervensystems die Ganglien getrennt an und vereinigen sich erst nachträglich. Wir haben verschiedentlich auf die Verhältnisse der Lungenschnecken Rücksicht genommen, welche in neuester Zeit sehr eingehend von A. Henchman und F. Schmidt untersucht wurden, doch hielten wir uns im Allgemeinen an die Prosobranchier, bei denen die Vorgänge in Folge der weiteren Trennung der Ganglien leichter verständlich sind. Die Bildungsvorgänge bei den Pulmonaten stimmen mit diesen im Ganzen überein.

C. Die Sinnesorgane.

Die Entstehung der Fühler als höckerförmige Erhebungen des Velarfeldes ist schon bei Betrachtung der äusseren Körpergestalt mehrfach erwähnt worden (vgl. z. B. Fig. 594, 595, 599, 618, 619 u. a.). Sie liegen unmittelbar über der Gehirnanlage, und wenn diese sich vom Ectoderm ablöst, bleiben sie als umfangreiche Verdickungen des letzteren zurück (Fig. 628 *B*, *t*). Ihrer Lage nach entsprechen sie den Kopffühlern der Anneliden, und dies würde umsomehr der Fall sein, wenn man das Cerebralganglion auf die Scheitelplatte zurückführen könnte. Die unteren Fühler der Landpulmonaten entstehen etwas später, in nächster Nähe der Basis des oberen, die Augenanlagen tragenden Fühlerwulstes. Bei den Landpulmonaten hat man die Gegend des Kopfes, wo diese Gebilde ihren Ursprung nehmen und wo auch die Gehirneinstülpung liegt, als Sinnesplatte bezeichnet. P. und F. Sarasin fanden hier (bei Helix) eine Anzahl kleiner, knospenförmiger Gebilde (Fig. 629 *B*), welche sich durch ihre Aehnlichkeit im Bau mit dem Seitenorgane der Wirbelthiere als Sinnesorgane documentiren. Fig. 629 *A* lässt je zwei derselben in einer Vertiefung, jederseits am Embryo erkennen, und es ist möglich, dass die an dieser Stelle entstehenden Cerebraltuben von ihnen aus den Ursprung nehmen. Diese Seitenorgane finden sich auch wohl an anderen Körpertheilen und sind in einigermaassen ähnlicher Form auch von ausgebildeten Gastropoden bekannt. Wahrscheinlich persistiren jedoch die speciell in Rede stehenden Gebilde nicht, und sind daher als vergängliche Larvenorgane anzusehen.

Eine ähnliche Bedeutung möchten P. und F. Sarasin auch den früher (pag. 1061) beschriebenen, an der Bildung des Gehirnes betheiligten Cerebraltuben zuschreiben, indem sie auch diese für rudimentäre Sinnesorgane halten. Diese Organe möchten bei den Vorfahren der Gastropoden wirklich functio-

nirt haben, ähnlich wie man es von dem vermeintlichen Geruchsorgan der Anneliden annimmt. Jetzt geht von ihnen die Bildung einer Parthie des Gehirns aus, so wie bei den Anneliden die Entstehung des Gehirns auf Sinnesorgane des präoralen Theiles zurückgeleitet wurde (Kleinenberg, vgl. pag. 191).

Die Entwicklung der Augen vollzieht sich in recht einfacher Weise. Sie erfolgt ungefähr gleichzeitig mit der Anlage der Fühler, indem an deren unterem Rande eine Einsenkung auftritt. Dieselbe vertieft sich zu einem Bläschen, welches sich schliesslich vom Ectoderm ablöst und nunmehr unter der Haut gefunden wird. Oft, wie z. B. bei Paludina, liegt das Augenbläschen auf einem Höcker an der Basis des Fühlers. Wo sich die Augen auf den Fühlern selbst befinden, wie bei den oberen Tentakeln der Landpulmonaten, werden sie mit dem Wachsthum der Fühleranlagen emporgehoben. Die Augen erscheinen bereits, wenn die Fühler erst angedeutet sind (Fol).

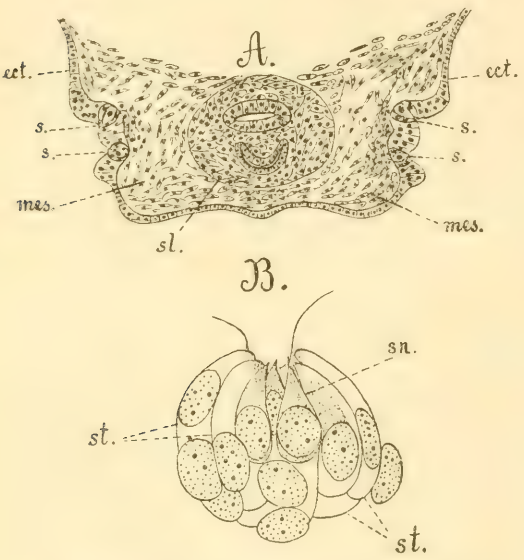


Fig. 629. *A* Querschnitt eines jüngeren Embryos von Helix Waltoni, *B* Seitenorgan eines Embryos derselben Schnecke (nach P. und F. Sarasin).

ect Ectoderm, *mes* Mesodermzellen der Leibeshöhle, *s* Seitenorgane der Sinnesplatte, *sl* Schlundmasse mit dem Querschnitt des Oesophagus und der Radulatasche, *sn* Sinneszellen, *st* Stützzellen.

Die weitere Ausbildung der Augen gibt sich dadurch zu erkennen, dass sich im proximalen Theil der Augenblase Pigment ablagert. Dieser Theil wird umfangreicher; er liefert die Retina, während der distale Theil die Cornea bildet. Als Ausscheidungen der Zellen entstehen im Innern der Augenblase zwei Gebilde von anfangs homogener Structur und starkem Lichtbrechungsvermögen, die Linse und der Glaskörper. In letzterem treten zarte Fasern auf, welche von der Retina zur Linse ziehen (v. Erlanger, No. 27).

Nach Salensky soll bei Vermetus die Bildung der Augen im Zusammenhang mit der Einstülpung des Cerebralganglions vor sich gehen. Sie treten als rundliche Verdickungen am Rande der sich später zur Bildung des Gehirns einsenkenden Platten auf, höhlen sich darauf bald zu ähnlichen Blasen aus, wie wir sie oben als Anlagen der Augen kennen lernten und werden dann im Zusammenhang mit der Einstülpung nach innen verlegt. Erst ziemlich spät, wenn die Linse schon ausgeschieden ist, sollen sie den Zusammenhang mit der Hirneinstülpung verlieren. Die sonstige Entwicklung der Augen verläuft allem Anschein nach ganz ähnlich, wie wir es vorher darstellten. Durch eine derartige Bildung der Augen wird man an das Verhalten der-

jenigen Schnecken erinnert, bei denen die Augen wie die mancher Opisthobranchier dem Gehirn anliegen. Die Augen von Vermetus finden sich jedoch unseres Wissens aussen an der Fühlerbasis.

Die Ontogenie der Gastropodenaugen bietet insofern ein grösseres Interesse dar, als sich einzelne ihrer Stadien mit dem ausgebildeten Zustand verschiedener Schneckenaugen vergleichen lassen. So besitzt Patella

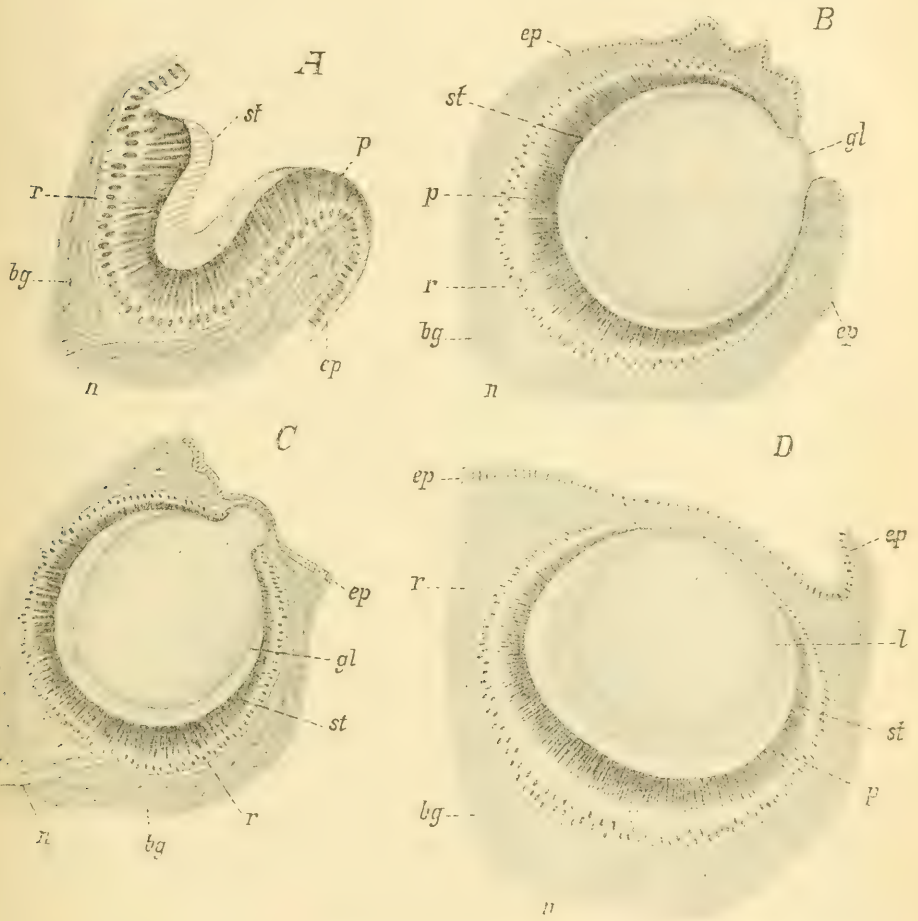


Fig. 630. *A—D* die Augen von Patella rota *(A)*, Trochus magnus *(B)*, Turbo creniferus *(C)* und Murex brandaris *(D)* (nach Hilger).
bg Bindegewebe, *ep* äusseres Körperepithel, *gl* Glaskörper, *l* Linse, *n* Sehnerv, *p* Pigment, *r* Retina, *st* Stäbchen.

Augen, welche in der gewöhnlichen Weise gelagert sind, aber nur die Form grubenförmiger Einsenkungen der Oberfläche zeigen (Fig. 630 *A*). Bei Haliotis, Trochus u. a. vertieft sich die Grube und wird somit zur Blase, die aber offen bleibt (Fig. 630 *B*). Ihr Lumen ist erfüllt von einer stärker lichtbrechenden, als Glaskörper bezeichneten gallertigen Masse (*gl*). Bei anderen Formen ist die Blase zum Schluss gelangt (*C*), und

schliesslich kommt es zur Bildung der höheren mit einer sog. Linse und dem Glaskörper versehenen Form des Gastropodenauges (Fig. 630 I) [Fraisse, No. 34, Hilger, No. 43, Pelseneer No. 85]).

Die zuerst genannten Prosobranchier hält man bekanntlich mit Recht für sehr niedere Formen, und es liegt daher nahe, auch den einfachen Bau ihrer Sehorgane für einen ursprünglichen Zustand anzusehen. Wenn dies richtig ist, so würde man hier die allmähliche Herausbildung des Sehorganes bis zu seiner jetzigen Höhe in besonders klarer Weise vor sich haben.

Nach Carrière's Beobachtung (Nr. 22) verläuft die Bildung der Augen bei der Regeneration auf die gleiche Weise, wie dies oben für die ontogenetische Entstehung geschildert wurde. Das ectodermale Epithel ist also auch in späterer Zeit noch fähig, aus sich die Sinnesorgane hervorgehen zu lassen.

Die Otolithenblasen, welche besonders an den Larven deutlich zu erkennen sind und deren Auftreten daher schon verschiedentlich besprochen wurde (Fig. 595, 599, 605, 612, 619), entstehen als Einsenkungen des Ectoderms zu beiden Seiten der Fussanlage und in der Nähe des Pedalganglions, zu dem sie aber keine engere Beziehung haben, da ihre Innervirung vom Gehirn aus erfolgt (Lacaze Duthiers). Sie schnüren sich vom Ectoderm ab und werden noch jetzt von einem hoch cylindrischen Epithel gebildet, das sich später abplattet, doch erscheint zunächst die vordere und ventrale Parthie der Bläschen noch dicker. An diesem Theil der Wand erfolgt jedenfalls die Abscheidung der in der Ein- oder Mehrzahl vordandenen Otolithen. Diese lösen sich dann von der Wand ab und wehren von den auf den Zellen entstandenen Sinneshaaren getragen.

Das Spengel'sche (Geruchs)-Organ (Osphradium) macht sich erst in einem späteren Entwicklungsstadium (von Paludina) in Form eines parallel zur Längsaxe und zum Kiemenwulst gerichteten wulstförmigen Vorsprungs der Mantelhöhle bemerkbar. Derselbe entstand durch eine bedeutende Verdickung des Ectoderms; es liegen hier mehrere Zellschichten über einander. Wo Gruben an dem Organ vorhanden sind, wie bei Paludina, entstehen sie durch Einsenkung des verdickten Ectoderms. (v. Erlanger).

In ähnlicher Weise entsteht jedenfalls auch die blättrige Structur, welche das Organ aufweisen kann. Ursprünglich war das Organ paarig vorhanden und lag neben der Kieme, wie dies bei Prosobranchiern noch der Fall ist. Wenn es nur in der Einzahl gefunden wird, wie bei anderen Prosobranchiern und den Opisthobranchiern, so hängt dies jedenfalls mit der früher (pag. 1021) charakterisirten, durch die Verschiebung einzelner Körperparthien veranlassten Asymmetrie des Körpers zusammen.

D. Die Fussdrüsen.

Bei den Embryonen bezw. Larven verschiedener Gastropoden, z. B. Nassa (Fig. 601 *D* und *E*, 603), Vermetus, Murex, Firoloides (Fig. 605) u. a., ist eine tiefe schlauch- oder sackförmige Ectodermeinsenkung am Fuss beschrieben worden, welche mit der von Kowalewsky bei den Embryonen von Chiton aufgefundenen Fussdrüse grosse Uebereinstimmung bezüglich ihrer Lage zeigt. Eine derartige Anlage ist vielleicht auch bei Dentalium vorhanden. Bei Nassa stellt diese Drüse einen ziemlich langen Schlauch dar, und bei Murex ist sie ähnlich gestaltet (Bobretzky Nr. 11);

bei Firoloides soll sie allerdings weit kürzer und zweilappig sein (Fol Nr. 31, Fig. 605 *fd*). Salensky beschreibt von Vermetus das Auftreten zweier Ectodermeinstülpungen am Fuss, von denen die eine am vorderen, die andere am hinteren Ende des Fusses liegt. Die Kanäle verlängern sich nach innen und spalten sich, um so die drüsige Parthie zu liefern. Es sind auch bei ausgebildeten Gastropoden verschiedene hintereinander gelegene Drüsen der Fusssohle bekannt (vgl. z. B. Carrière Nr. 21). Bisher erscheint uns die Zugehörigkeit der geschilderten Anlagen zu diesen Drüsen nicht recht klar gestellt. Bekanntlich kommen auch den Lamellibranchiaten verschiedene (am Vorderende und an der Fusssohle gelegene) Drüsen zu, die man mit den vorderen und hinteren Fussdrüsen der Prosobranchier homologisirt hat (Barrois Nr. 3), ob mit Recht, scheint noch zweifelhaft.

E. Der Darmcanal.

Der Vorderdarm entsteht als eine Ectodermeinsenkung, an welcher sich schon bald eine ventrale Aussackung, die Zungentasche, erkennen

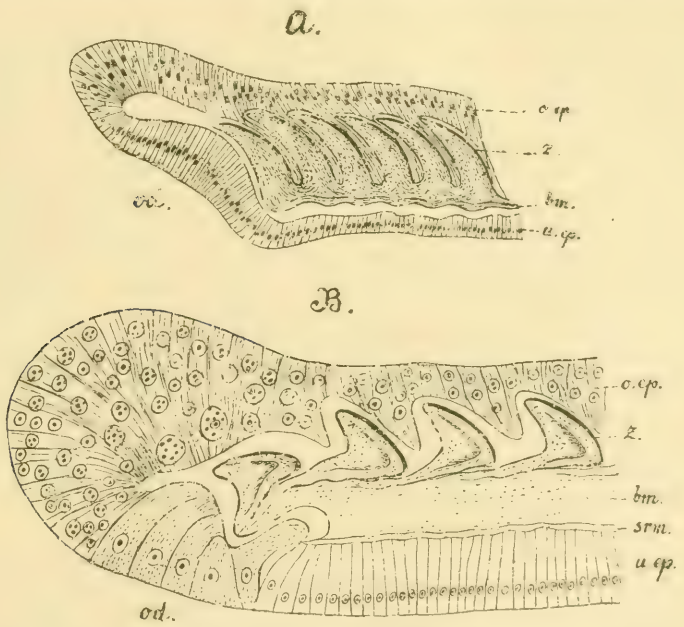


Fig. 631. *A* und *B* Längsschnitte durch die Radulatasche von Octopus vulgaris und Helix nemoralis (nach Rössler).

bm Basalmembran, *od* Odontoblasten, *o.ep* oberes Epithel, *srm* Subradularmembran, *u.ep* unteres Epithel, *z* Zähne.

lässt (Fig. 593 pag. 1008, 618 pag. 1049 u. a. Fig.). Zuweilen tritt dieselbe bereits auf, ehe noch der Vorderdarm völlig eingesenkt ist und liegt in Folge dessen oberflächlich neben der Einstülpungsöffnung, wie dies z. B. bei Helix der Fall ist (Fig. 621 und 622, pag. 1054). Wenn sich die Zungentasche verlängert, erfährt sie eine dorsoventrale Abplattung. Ihre Ränder biegen sich dann nach oben, so dass sie jetzt die Form einer doppelwandigen Rinne annimmt, deren dorsalwärts gerichtete Höh-

lung von einer Bindegewebsmasse ausgefüllt wird. Die doppelte Wand der Rinne wird von dem oberen und unteren Epithel gebildet, welchem letzteren in der Hauptsache die **Bildung der Radula** zukommt. Die erste Andeutung der Radula erschien schon früh als dünnes cuticulares Häutchen in der Zungentasche. Die Bildung der Reibplatte, welche man am ausgebildeten Thier studirt hat (Rössler, No. 95, Rücker, No. 96 u. a.), verläuft in der Weise, dass die am blinden Ende und mehr ventral gelagerten Zellen die Abscheidung der Zähne übernehmen, während die Basalmembran, welcher die Zähne aufsitzen, von dem unteren Epithel geliefert wird (Fig. 631 *A*). Die zahnbildenden Zellen (Odontoblasten) häufen sich zu grösseren Zellgruppen zusammen, welche eine Art Polster bilden, auf welchem nunmehr der Zahn zur Abscheidung gelangt (Fig. 631 *A* und *B*). In der Form dieses Polsters spricht sich bereits die künftige Gestalt des Zahnes aus. Bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten tritt eine besondere Differenzirung ein, indem nur wenige (4—5) sehr grosse Zellen die Bildung eines Zahnes übernehmen (Fig. 631 *B*, *od*); die fünfte Zelle soll den unter dem betreffenden Zahn gelegenen Theil der Basalmembran liefern. Der so entstandene Zahn verschmilzt mit der Basalmembran und dem verlängerten Basaltheil des vorhergehenden Zahnes (Fig. 631 *B*). Wenn ein Zahn soweit fertig ist, so übernimmt dieselbe Zellgruppe die Bildung des nachfolgenden Zahnes derselben Längsreihe. Der Anzahl der Zähne in einer Querreihe entspricht die Zahl der neben einander vorhandenen Odontoblastenpolster. Mit den geschilderten Bildungsvorgängen ist die Radula aber noch nicht völlig fertig gestellt, sondern das obere Epithel liefert noch ein zähflüssiges Sekret, welches auf den Zähnen zu einer Art von Schmelz erhärtet. Das mit der allmählichen Abnutzung verbundene Vorwärtsschieben der Radula resultirt zum grösseren Theil aus dem Wachsthum der umgebenden Gewebe und wird wohl auch mit durch die Wirkung der Muskulatur an der vorderen Radulaparthie bewirkt (Rössler).

Die Bildung der Radula scheint auch bei den übrigen damit versehenen Mollusken (Cephalopoden Fig. 631 *A*, Amphineuren) in ganz ähnlicher Weise wie bei den Gastropoden zu verlaufen, weshalb wir ihrer nur an dieser Stelle eingehender Erwähnung thun.

Die Speicheldrüsen entstehen erst ziemlich spät als Divertikel der vor der Zungentasche gelegenen Parthie des Vorderdarmes.

Der Mitteldarm zeigt bei den verschiedenen Gastropoden insofern eine differente Entstehung, als durch die Anhäufung von Dotter oder einer dem Eiweiss entstammenden secundären Nährmasse an verschiedenen Stellen des Mitteldarms die Ausbildung desselben vielfach verzögert und dadurch, zumal wenn die Nährmasse sehr voluminös ist, der ganze Bildungsmodus des Darmkanals stark beeinflusst wird. In vielen Fällen aber verläuft die Bildung des Mitteldarmes sehr einfach, indem der eingestülpte Entodermsack durch fortschreitende Theilung seiner Zellen sich vergrössert, vorn mit dem Stomodäum verschmilzt und hinten in einen kegelförmigen Endabschnitt auswächst, welcher sich mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters verbindet. Dass der hintere Abschnitt des Mitteldarmes anfangs gerade nach hinten gerichtet sein, später aber eine Knickung nach rechts und vorn erfahren kann, wurde als mit dem Erwerb der Asymmetrie in Zusammenhang stehend, schon früher erwähnt. Von den Windungen, welche dieser Darmabschnitt mit seiner Verlänge-

rung durchmacht, braucht als nicht wesentlich kaum besonders gesprochen zu werden. Dagegen machen sich andere wichtige Veränderungen durch die schon erwähnte Ablagerung der Nährmasse im Bereich des Mitteldarms geltend. In sehr einfacher Weise verläuft dieselbe bei Paludina (Bütschli). Die ventrale Parthie des Entoderms wird hier bereits in frühen Stadien durch Vergrösserung der Zellen und Einlagerung von Deutolecithtropfen in dieselben besonders umfangreich (Fig. 597, 598 und 599 pag. 1016 ff.). Offenbar rührt diese Verdickung der Mitteldarmwand von der Aufnahme des Eiweisses aus dem Cocon her, welches dann besonders in die ventralen Entodermtheile aufgenommen und niedergelegt wird. Später wird dann die ganze sackförmige vordere Parthie des Mitteldarms von dieser Ablagerung in Anspruch genommen, doch ist dieselbe an der Ventralseite immer am stärksten. Die dorsale und vordere Parthie, mit welcher sich der Oesophagus verbindet, setzt sich sackförmig ab und wird zum Magen, während die ventrale und mehr nach hinten gelegene Parthie, welche bei Weitem die meisten Deutolecithbestandtheile enthält, die Leber liefert. Diese geht aus ihrer anfänglich runden bald in eine gelappte Form über. Leydig beschreibt, wie man erst einige grosse, dann immer zahlreichere und kleinere Lappen unterscheidet, bis es bei geburtsreifen Embryonen durch immer weiter gehende Theilung zur Bildung länglicher Follikel gekommen ist.

Es ist in den meisten Fällen beobachtet worden, dass die mit Nährsubstanz beschwerten Theile des Entoderms in die Leber übergehen oder doch zu deren Bildung in Beziehung stehen; ob dies freilich die Regel ist, scheint uns fraglich, da diese Theile eine recht differente Lage am Mitteldarm einnehmen, wie noch gezeigt werden soll.

Noch auffallender als bei Paludina tritt die Erfüllung des ventralen Entoderms mit Nährmasse bei den Heteropoden hervor. Fol spricht dort von einem ventralen Nährsack, der aus stark aufgetriebenen, colossalen Zellen gebildet wird und sich ebenfalls von dem Magen abschnürt, um dadurch zur Anlage der Leber zu werden. Dies dokumentirt sich später ganz deutlich dadurch, dass er mehrlappig wird. Ein ventraler Nährsack ist auch in den späteren Stadien bei Limnaeus vorhanden; doch wird von demselben ausdrücklich angegeben, dass er nicht zur Bildung der Leber beitragen soll, sondern diese entstände völlig unabhängig davon in Form zweier kleiner am Ende des Magens sich ausstülpender Blindsäcke. (Wolfson, No. 131.)

Es ist nicht möglich, die verschiedenen Angaben über die Bildungsweise der Leber auf ihre Richtigkeit zu controlliren. Sie sind so different und lassen sich bei unserer jetzigen Kenntniss dieser Verhältnisse so schwer aufeinander zurückführen, dass man annehmen darf, es werden sich bei genauerer Untersuchung noch vielfache Modificationen derselben ergeben. Man darf dies um so eher erwarten, als es sich hier offenbar um schwierig zu erkennende Vorgänge handelt.

Als eine fingerförmige Einstülpung der ventralen Wand am Hinterende des Magens, neben welcher bald eine zweite auftritt, soll auch bei den Pteropoden die Leber entstehen (Fol). Bei den Pteropodenlarven haben sich die mit der Nährsubstanz versehenen Theile soweit vom Mitteldarm differenzirt, dass sie zwei Säcke darstellen, welche sich scharf vom Magen absetzen, ja sogar bis zur Bildung eines Stieles von ihm abgeschnürt werden. Diese Nährsäcke, von denen einer meist umfangreicher ist, zeigen bei den einzelnen Formen eine etwas verschiedene Lage, zumeist

aber scheinen sie doch ventral und am Hinterende des Magens in diesen zu münden, so dass man an eine Beziehung zwischen den Nährsäcken und der Leber denken kann. Mit der fortschreitenden Ausbildung der Leber nehmen die Nährsäcke an Umfang ab.

Die beiden verschieden grossen entodermalen Magendivertikel sind, wie schon früher erwähnt, auch bei den Larven der Opisthobranchier vorhanden (Fig. 612 *di*, pag. 1036). Sie sollen hier mehr der dorsalen und vorderen Parthie des Magens angehören (Rho, Nr. 93, Fischer, Nr. 30). Nach Fischer's Angabe wandeln sie sich direct zur Leber um, indem sie Aussackungen bilden, welche in die Rückenpapillen eintreten. Dabei soll das linke Divertikel die Hauptmasse der Leber liefern, während aus dem rechten der bei den Nudibranchiern nur wenig umfangreiche rechte Leberlappen hervorgeht.

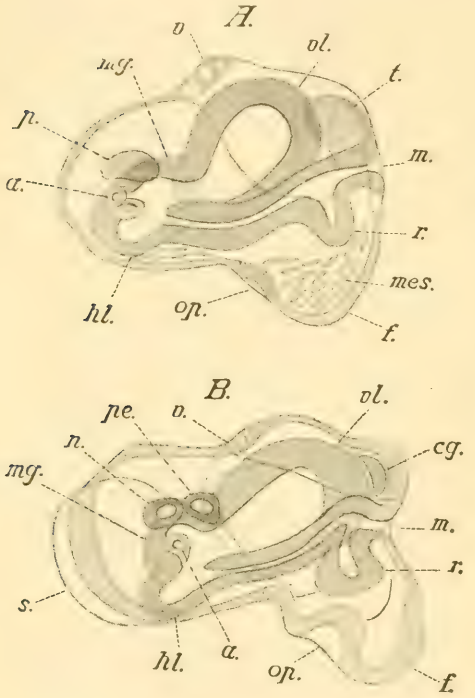


Fig. 632. *A* und *B* Embryonen von Bythinia tentaculata in etwas verschiedenem Stadium (nach v. Erlanger).

a After, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *hl* hinterer Leberlappen, *m* Mund, *mes* Mesodermzellen der Leibeshöhle, *mg* Magen, *n* Nierenanlage, *op* Operculum, *p* Pericardialsack, *pe* Pericardium, *r* Radulatasche, *s* Schale, *t* Tentakel, *v* Velum, *vl* vorderer Lebersack.

Etwas andere Verhältnisse zeigen die Pulmonaten bezüglich der Lagerung der Nährmasse. Von ihnen wird angegeben, dass die Hauptmasse der grossen mit Eiweiss erfüllten Zellen an der Rückenseite liegt. Welchen beträchtlichen Umfang diese Entodermparthie gewinnt, erkennt man an den Fig. 618—623 pag. 1049 bis 1056 abgebildeten Embryonen von Planorbis, Helix und Limax. Besonders ventral und hinten bleiben dagegen die Entodermzellen klein und von hier geht die Bildung der hinteren Darmparthie aus, die in der geschilderten Weise verläuft. Die kleinzellige Parthie gewinnt später eine grössere Ausbreitung und es scheint, dass die Eiweisszellen mehr nach der linken Seite gedrängt werden (Fig. 618). Auch für die Landpulmonaten wird eine dorsale Lagerung des Nährzellencomplexes angegeben, und zwar wird beschrieben, wie daraus direct die Leber hervorgeht (Jourdain, Nr. 49). Nach den von den Pulmonaten vorliegenden Abbildungen scheint aber doch, zumal bei den Landpulmonaten, die grosszellige Masse sehr weit nach der Ventralseite hinab zu reichen, so dass vielleicht eine grössere Uebereinstimmung mit den früher geschilderten Verhältnissen vorhanden ist. Die anfangs noch nicht bemerkbare Abgrenzung von Darm,

Magen und Leber lässt diese Verhältnisse schwer beurtheilen und das fortschreitende Wachsthum, sowie die weitere Ausbildung der genannten Organe bringt vielfache Verschiebungen mit sich. Aehnlich dürften wohl auch die Vorgänge aufzufassen sein, welche bei Bythinia zur Bildung des Magens und der Leber führen. Dort bildet sich der hintere kegelförmig gewordene Theil des Urdarms zum Darm aus, während der weit grössere Theil des Urdarms zur Leber wird (P. Sarasin, v. Erlanger). Diese legt sich in Form eines sehr weiten vorderen und eines kleineren hinteren Lebersackes an (Fig. 632 *vl* und *hl*), während der Magen (*mg*) als eine dazwischen gelegene wenig umfangreiche Dorsalparthie des Entoderms zur Anlage kommt. In diesen Theil des Mitteldarmes mündet der Oesophagus, es geht von hier der Darm aus, und auch die beiden Lebersäcke öffnen sich hier in den Mitteldarm.

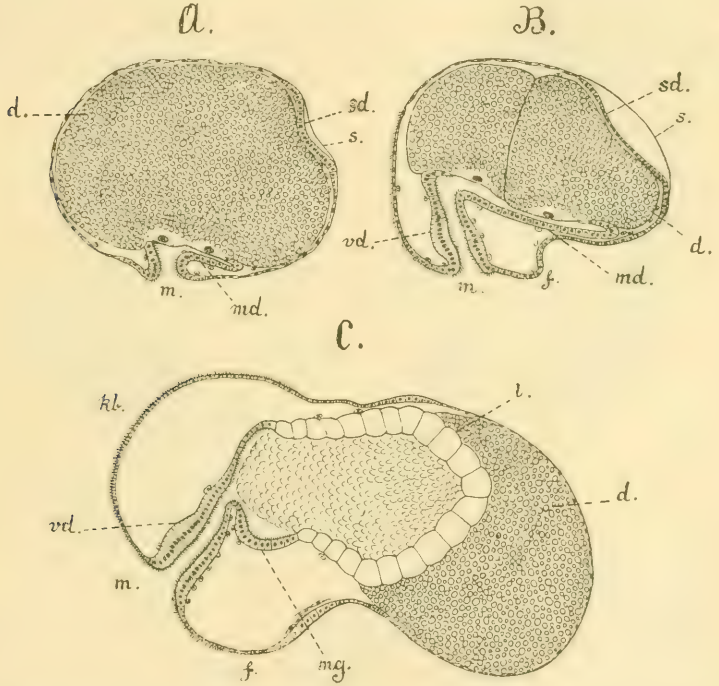


Fig. 633. *A—C* Sagittalschnitte von Fusus-Embryonen in verschiedenen Altersstadien (nach Bobretzky).

d Dotter, *f* Fuss, *kb* Kopfblase, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm.

In den bisher betrachteten Fällen stellte der Mitteldarm von Anfang an ein ringsum von Zellen bekleidetes sackförmiges Gebilde dar, an dem erst secundär einzelne Parthien durch Concentration des Nährdotters an diesen Stellen oder durch Aufnahme von Eiweiss umgestaltet werden, in anderen Fällen aber ist die Anhäufung des Nährdotters im Ectoderm so umfangreich, dass sie es nicht zur sofortigen Ausbildung der sackförmigen Mitteldarmanlage kommen lässt. So soll nach Bobretzky bei Fusus zu einer Zeit, wenn der Oesophagus, die Schalendrüse, das Mesoderm schon weit ausgebildet sind, das Entoderm nur erst aus wenigen grossen

Zellen bestehen, die stark von Dotter erfüllt sind und eine kleine protoplasmatische Parthie nach dem Munde hinkehren (Fig. 633 *A*). An diesem Punkte entstehen durch Theilung der Makromeren weit kleinere neue Entodermzellen, welche sich bald von den Makromeren abheben und dadurch die Anlage des Mitteldarmes, speciell des Magens bilden, der dann durch Auswachsen eines zipfelförmigen Fortsatzes nach hinten den Darm entstehen lässt (Fig. 633 *A* und *B*, *md*). Die Vermehrung der Entodermzellen setzt sich auf Kosten des mehr nach hinten gedrängten Nährdotters weiter fort. Während ventral der Magen deutlicher hervortritt (Fig. 602 pag. 1027 und 633 *mg*), füllen sich die neu entstandenen dorsalen Parthien des Entoderms mit Deutolecithtropfen und gewinnen dadurch eine ähnliche glasige Beschaffenheit, wie sie die schon früher besprochenen Eiweisszellen anderer Gastropoden besitzen. Die noch sehr reichlich vorhandene Dottermasse begrenzt direct das Lumen des Entodermsackes (Fig. 602 und 633). Dieses zeigt sich bereits zum Theil von aufgelöster Dottersubstanz erfüllt (Fig. 602 *B*) und letztere wird jedenfalls von jenen grossen Entodermzellen aufgenommen. Dieselben stellen nach Bobretzky

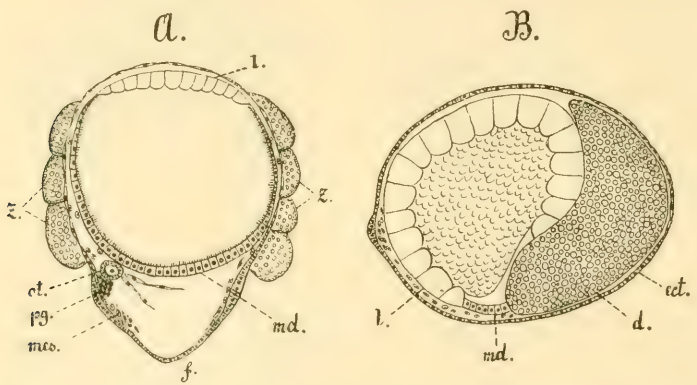


Fig. 634. *A* und *B* ein durch den Fuss und ein weiter hinten geführter Querschnitt eines Embryos von Fusus (nach Bobretzky).

d Dotter, *ect* Ectoderm, *f* Fuss, *l* Leber, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *z* Subvelarzellen.

die Anlage der Leber dar (Fig. 602, 633 und 634 *l*). Der grosszellige „Lebersack" bildet die dorsale und hintere Parthie des Entodermsackes, abgesehen von der Darmanlage (Fig. 633 und 634 *md*). Er nimmt die linke Seite des Körpers ein, während der Nährdotter mehr nach rechts gedrängt wurde. Die Schnitte Fig. 633 und 634 lassen die Lagebeziehung dieser Theile, sowie des Magens recht gut erkennen. Der Nährdotter begrenzt noch immer direct das Darmlumen. Er wird mit der fortschreitenden Entwicklung allmählich resorbirt.

Aehnliche, aber wohl noch extremere Verhältnisse wie bei Fusus bietet das noch dotterreichere Ei von Nassa, deren Keimblätterbildung bereits früher besprochen wurde (pag. 1000). Das Entoderm findet sich hier als eine wenig umfangreiche, einschichtige Zellenlage an der Ventralseite des Embryos. Durch Abheben von dem massigen Nährdotter, dem dieselbe bisher anlag, entstehen Magen und Darmanlage (Fig. 635 *C* und *D*). Infolge dieser Entstehung des Mitteldarms begrenzt auch hier der Dotter direct das Darmlumen. Man sieht, dass derselbe auch in späteren Stadien

(Fig. 601 *D* und *E* pag. 1026) noch höchst umfangreich ist und den ganzen hinteren Theil des Körpers erfüllt. Noch immer erscheint der Darm gegen die Dottermasse offen (Fig. 603 pag. 1027) und es dürften wohl bezüglich seiner weiteren Ausbildung ähnliche Vorgänge wie bei Fusus obwalten.

Wie man sieht, erfolgt die Aufspeicherung der Nährsubstanz in ziemlich verschiedenen Theilen des Entoderms, und es scheint, als ob die Ausbildung der Leber dadurch vielfach beeinflusst würde. An und für sich ist es wahrscheinlich, dass die Leber aus bestimmten Theilen des Entoderms, d. h. immer in derselben Gegend des Mitteldarms ihre Entstehung nimmt, aber es mag sein, dass dieser Vorgang eben durch die verschiedenartige Ablagerung der Nährmasse modificirt wurde. Jedenfalls geht aus dem differenten Verhalten mit einiger Sicherheit hervor, dass ursprünglich die ganze vordere Parthie

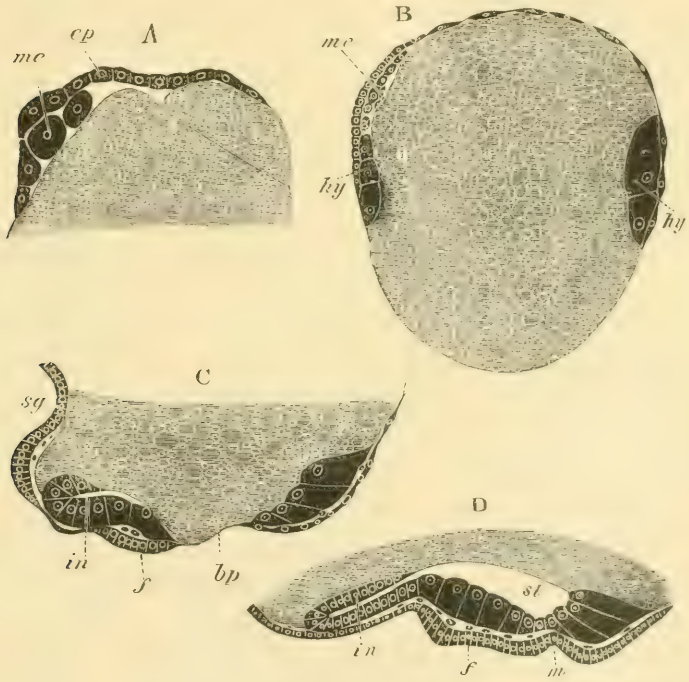


Fig. 635. *A—D* Längsschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien von Nassa mutabilis (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).
bp Blastoporus, *ep* (Epiblast) Ectoderm, *f* Fussanlage, *hy* (Hypoblast) Entoderm, *in* Mitteldarmepithel, *m* Mund, *me* Mesoderm, *sg* Schalendrüse, *st* Lumen des Mitteldarms.

des Mitteldarmes die besonders zur Aufspeicherung von Nährstoffen bestimmte war.

Die Bildung des Afters geschieht in den meisten Fällen durch directe Verschmelzung des entodermalen Darmes mit der Körperoberfläche; freilich sprechen einige Autoren (so Wolfson, No. 131, P. Sarasin, No. 101, Jourdain, No. 49) von der Ausbildung eines ectodermalen Enddarmes. Da eine solche auch bei anderen Mollusken vorkommen soll,

so z. B. bei Chiton, Teredo, Entovalva, und da sie bei den höchst übereinstimmend gebauten Annelidenlarven ebenfalls gefunden wird, so ist ihr Vorhandensein a priori nicht als unwahrscheinlich zu bezeichnen. Freilich scheint in der bei weitem grösseren Mehrzahl der Fälle bei den Mollusken ein Proctodaeum nicht zur Ausbildung zu kommen.

F. Die Kiemen.

Die Entstehung der Kiemen wurde bei einigen Prosobranchiern beobachtet, bei denen sie als höckerförmige, hinter einander gelegene Erhebungen des Ectoderms auftreten. Diese Erhebungen entsprechen den einzelnen Kiemenblättchen. In sie treten Mesodermzellen ein, welche das Septum in den Kiemenblättchen liefern. Die Kieme scheint gewöhnlich erst nach der Bildung der Mantelhöhle in dieser aufzutreten (Fig. 601 *k*, pag. 1026 und Fig. 639 und 640, pag. 1080), doch kann sie sich auch schon vorher an der Oberfläche des Körpers zeigen; so soll es sich bei Fasciolaria verhalten (Osborn No. 81).

Man hält bekanntlich die zweizeilig gefiederte Kieme, wie sie der noch mit zwei Kiemen versehenen Fissurella und Haliotis zukommt, für den ursprünglicheren Zustand und möchte annehmen, dass die nur in der Einzahl vorhandene einreihige Kieme der Monotocardier davon abzuleiten ist, indem durch die Verschiebung des Pallealcomplexes die eine (ursprünglich linke) Kieme allmählich schwand und die andere (ursprünglich rechte) durch Verwachsen mit der Innenwand der Mantelhöhle einer Reihe von Kiemenblättchen verlustig ging. Man hat der Kiemenentwicklung bei den Gastropoden bisher noch zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt, um diese jedenfalls sehr wahrscheinliche Auffassung durch sie bestätigt zu sehen. Die Zurückführung auf die zweireihige Kieme ist schon deshalb sehr plausibel, weil sich diese Form der Kieme nicht nur bei den ursprünglichsten Gastropoden, sondern auch bei den Amphineuren, den niedersten Lamellibranchiaten und den Cephalopoden, d. h. also in allen Hauptabteilungen der Mollusken findet.

G. Die Differenzirung der Mesodermanlage und die Ausbildung der Leibeshöhle, des Nephridial- und Circulationssystems.

Ausser den Urnieren (pag. 1015 und 1050) haben wir von der Bildung der mesodermalen Theile noch wenig kennen gelernt. Gezeigt wurde schon früher, dass das Mesoderm als bilaterale Anlage auftritt und bald in Form zweier, den Mesodermstreifen der segmentirten Formen vergleichbaren Zellenanhäufungen am Hinterende neben dem Blastoporus gefunden wird (Fig. 636, 588, 591, 592, 596). Diese beiden Zellenhaufen treten bei den einzelnen Formen mehr oder weniger deutlich auf; sie können auch schon früh bedeutend an Umfang verlieren, indem sich einzelne Zellen von ihnen ablösen und in der primären Leibeshöhle vertheilen. In ihnen erscheint jederseits ein Hohlraum, wodurch die Zellanhäufungen nunmehr zu einem rechten und linken Säckchen werden (Fig. 636 *A* und *C*). Man hat also ein Paar von Cölomsäcken vor sich, an denen man ein somatisches und splanchnisches Blatt unterscheiden kann. Freilich scheint dieser Vorgang zumeist nicht in so einfacher und klarer Weise zu verlaufen, wie v. Erlanger dies für Bythinia beschreibt, sondern

die Ablösung der Zellen von den beiden Anhäufungen geschieht wohl für gewöhnlich sehr rasch, wodurch jene beiden Cölomsäcke weit weniger klar zu erkennen sind. Letztere repräsentiren in der Hauptsache die Pericardialanlagen; der Vorgang ist somit ein ganz ähnlicher, wie er (pag. 967) für die Lamellibranchier geschildert wurde. Das Lumen der Säcke ist auch hier, wie die weitere Entwicklung zeigen wird, als die secundäre Leibeshöhle anzusehen, während die definitive Leibeshöhle aus der von Mesodermzellen durchsetzten Furchungshöhle hervorgeht.

Wie erwähnt, wird nicht die ganze Mesodermanlage zur Bildung der Cölomsäcke verbraucht, und zuweilen scheinen auch compactere Massen übrig zu bleiben, die man sogar als Kopf- und Rumpfmesoderm unterschieden hat und aus denen man durch Spaltung eine Art von somatischem und splanchnischem Blatt entstehen liess. Nach dieser Auffassung würde die definitive Leibeshöhle wenigstens zum Theil in Form eines Cöloms entstehen. Es soll hiervon weiter unten noch gesprochen werden (vgl. pag. 1083). Im Allgemeinen nimmt man an, dass die definitive aus der primären Leibeshöhle hervorgeht, in der sich die von den Mesodermstreifen abgelösten Zellen vertheilten. Diese liefern Bindegewebe und Muskulatur. Bezüglich der letzteren hat man etwas genauer auf die Entstehung des Spindelmuskels geachtet, welcher durch dichtes Aneinanderlegen von Mesodermzellen an der Basis des Fusses seinen Ursprung nimmt.

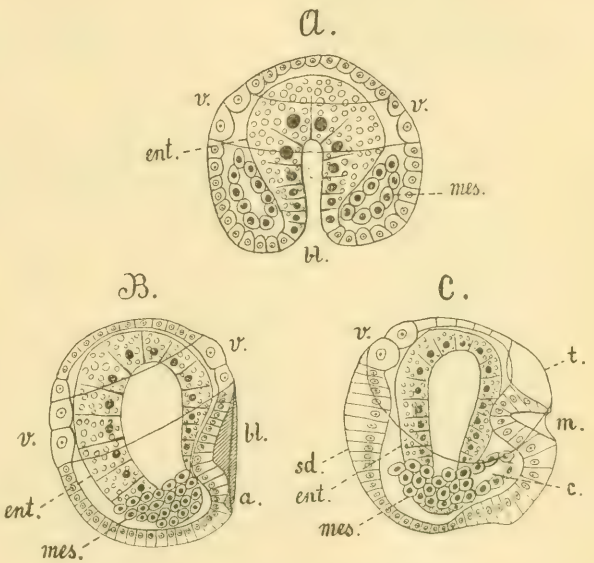


Fig. 636. *A—C* junge Embryonen von Bythinia tentaculata. *A* im Frontalschnitt, *B* und *C* von der rechten Seite (nach v. Erlanger).

a Aftergegend, *bl* Blastoporus, *c* Cölom, *ent* Entoderm, *m* Mund, *mes* Mesodermanlage, *sd* Schalendrüse, *t* Ectodermverdickung, aus welcher Tentakel und Cerebralganglion hervorgehen, *v* Velum.

Die Figuren sind etwas schematisirt.

Die Ausbildung der mesodermalen und der damit im Zusammenhang stehenden Theile ist in neuerer Zeit besonders eingehend von Erlanger bei Paludina und Bythinia studirt worden. Da sich die Resultate seiner Untersuchungen in guter Uebereinstimmung mit der Entwicklung dieser Organe bei den Lamellibranchiern befinden und da die früheren Untersuchungen nicht so umfassend waren und zu weniger befriedigenden Ergebnissen führten, werden wir uns hier hauptsächlich an v. Erlanger's Angaben zu halten haben.

Jene beiden oben erwähnten Mesodermsäcke nähern sich einander und kommen an die Ventralseite zwischen Urdarm und Ectoderm zu

liegen, wo sie mit einander verschmelzen. Ein stellenweise noch erhaltenes Septum deutet auch in etwas späteren Stadien die früher trennende Wand an (Fig. 638 *A sp*). Die weitere Entwicklung betrifft besonders die rechte Hälfte des Sackes, während die linke zurückbleibt. Der ganze Sack dehnt sich somit an der rechten Seite nach dem Rücken hin aus (Fig. 599 *A* pag. 1018 und 637). Jetzt beginnt eine Differenzirung desselben, indem sich an seinen beiden nach der Ventralseite und rechts gerichteten Zipfeln eine Verdickung mit nachfolgender Ausbuchtung der einschichtigen Wand bemerkbar macht (Fig. 637 *n* und *n'*). Dies ist nach Erlanger's Darstellung die Anlage der Nieren, welche demnach wie die Pericardialsäcke paarig angelegt werden. Die linke Anlage schwindet übrigens bald, während sich die rechte sackförmig gestaltet (Fig. 641 *n*) und sich zur Bildung des Ausführungsganges mit dem Ectoderm verbindet. Bei Bythinia gibt sich die Niere in diesem Stadium durch Abschnürung der hinteren Parthie vom Pericardialsack zu erkennen (Fig. 632 *B*, *n*). In einem späteren Stadium wächst dann von ihrem hinteren und ventralen Theil ein zipfelförmiger Fortsatz aus, welcher sich mit dem Ectoderm der Mantelhöhle verbindet, so dass

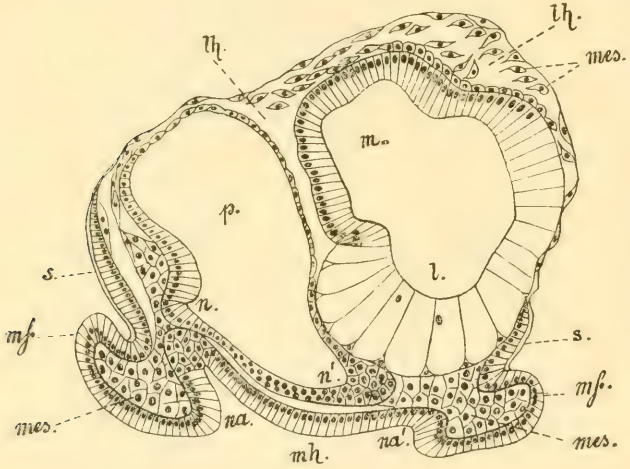


Fig. 637. Querschnitt durch die Herzbeutelgegend eines Embryos von Paludina vivipara auf dem Stadium der Fig. 599 *B* pag. 1018 (nach v. Erlanger).

l Leber, *lh* Leibeshöhle, *m* Magen, *mes* Mesodermgewebe, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *n* definitive, *n'* rudimentäre Niere, *na*, *na'* deren Ausführungsgänge (in der Anlage), *p* Pericardium, *s* Schale.

jetzt das Nierenlumen mit der letzteren communicirt. Bei Paludina erfolgt die Bildung des Nierenausführungsganges (Ureters) von der Mantelhöhle aus. Diese hatte sich schon früher von der ventralen und rechten Seite her eingesenkt. Je ein Zipfel dieser Einsenkung ist gegen eine der beiden Nierenanlagen gerichtet (Fig. 637 *na* und *na'*). Bei dem rechten ist dies besonders deutlich, da er länger ist als der linke, welcher in Folge der Rückbildung der linken Nierenanlage ebenfalls keine bleibende Bedeutung gewinnt. Der rechtsseitige Zipfel verschmilzt dagegen mit der rechten Niere und wird somit zu deren Ureter (Fig. 599 *B* und 638 *na*).

Die ectodermale Entstehung des Ureters lässt sich auch später noch in seiner histologischen Structur erkennen. Man hat den so entstandenen Gang als primären Ureter bezeichnet gegenüber dem secundären Ureter, wie er bei den Landpulmonaten auftritt. Bei einigen Landpulmonaten mündet der primäre

Ureter in die Lungenhöhle, ganz ähnlich, wie dies oben geschildert wurde. Bei anderen setzt er sich in eine Rinne der Lungenwand fort, bei noch anderen aber kommt diese Rinne theilweise oder ganz zum Schluss und liefert, indem sie sich schliesslich ganz von der Wand der Athemhöhle loslöst, den secundären Ureter, welcher im extremsten Falle wie bei Helix pomatia neben dem Enddarm verläuft und mit diesem am Athemloch endet (v. Jhering Nr. 46, Braun Nr. 14).

Die Entstehung des secundären Harnleiters als ein anfangs rinnenförmiger und später zum Schluss kommender Theil der Lungenhöhle, welcher schon mit ziemlicher Sicherheit aus den vergleichend anatomischen Befunden zu entnehmen war, wurde durch seine Entwicklungsweise durchaus bestätigt (Braun, Behme No. 4). Die Niere der Embryonen von Helix pomatia mündet neben der Urniere in eine Vertiefung des Körpers, welche die Anlage der Athemhöhle darstellt. Mit der Vertiefung der letzteren differenzirt sich der drüsige Theil der Niere und der primäre Ureter. Der letztere geht im

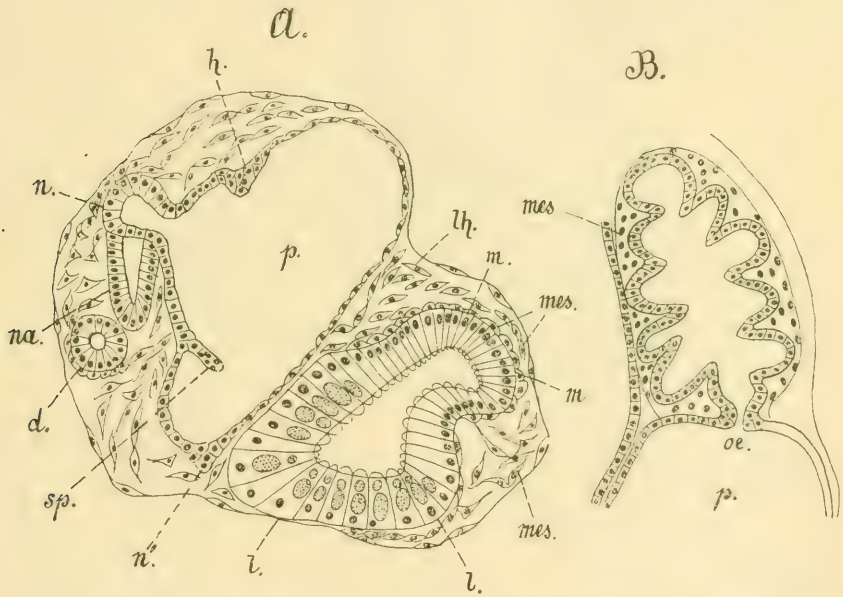


Fig. 638. *A* Querschnitt durch die Herzbeutelgegend eines Embryos von Paludina vivipara auf dem Stadium der Fig. 599 *C*. — *B* die Niere eines ziemlich reifen Paludina-Embryos (nach v. Erlanger).

d Darmcanal, *h* Herzanlage, *l* Leber, *lh* Leibeshöhle, *m* Magen, *mes* Mesodermgewebe, *n* definitive, *n'* rudimentäre Niere, *na* Ausführungsgang der ersteren, *oe* Oeffnung der Niere in den Herzbeutel, *p* Pericardium, *sp* Septum (Scheidewand) der Pericardien.

hinteren Abschnitt der Lungenhöhle in eine Rinne über, welche den ganzen Athemraum durchzieht und erst beim Athemloch endet. Die Rinne ist sehr breit und zeichnet sich durch hohes Cylinderepithel vor der übrigen mit Plattenzellen besetzten Athemhöhle aus. Später schliesst sich die Rinne durch Zusammenneigen und Verwachsen ihrer Ränder von hinten nach vorn, so dass der so gebildete secundäre Ureter nunmehr ein geschlossenes Rohr darstellt, welches in der Nähe des Afters ausmündet.

Der secundäre Ureter stellt eine innerhalb der Abtheilung der Stylommatophoren erworbene Neubildung dar, wie v. Jhering gezeigt hat. Ein

secundärer Harnleiter kommt nur den sog. Nephropneusten zu. Unter diesen finden sich aber in ein und derselben Gattung Formen, welche den secundären Ureter besitzen und andere, welche die weit ursprünglicheren Verhältnisse der Wasserpulmonaten aufweisen, wie von Braun gezeigt wurde. Daraus ist zu entnehmen, dass eine so durchgreifende Trennung der Pulmonaten in Branchiopneusten und Nephropneusten nicht berechtigt ist. Dass wir die Lungenhöhle nicht als umgewandelten Ureter auffassen können, sondern sie als Mantelhöhle betrachten wie bei den anderen Gastropoden, wurde bereits früher (pag. 1053) erwähnt.

Die weitere Ausbildung der Niere besteht zunächst in einem Wachsthum derselben und faltenförmiger Erhebung ihres Epithels (Fig. 638 *B*). Indem anfangs nur wenige solche Falten vorhanden sind, zeigt sich die Nierenhöhlung noch geräumig, während sie später durch Lamellen fast gänzlich erfüllt ist. v. Erlanger weist darauf hin, dass die complicirter gebaute Niere von Paludina somit ein Stadium durchläuft, wie es in der sehr einfachen Niere von Haliotis zeitlebens erhalten bleibt. Die Mündung der Niere in den Ausführungsgang nähert sich allmählich derjenigen in den Pericardialsack (Fig. 640). Die letztere bleibt bekanntlich auch (mit gewissen Ausnahmen) bei den Gastropoden erhalten, so dass die für die Lamellibranchiaten (pag. 967 ff.) gemachten Ausführungen bezüglich der Verbindung von Cölom und Nephridien hier in gleicher Weise gelten.

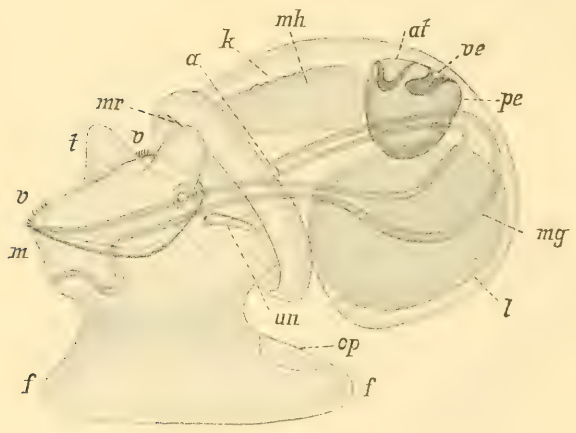


Fig. 639. Aelterer Embryo von Paludina vivipara (nach v. Erlanger).
un Urniere, *v* Velum, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 640.

Die meisten Gastropoden besitzen nur eine Niere, doch kommt den mit doppeltem Vorhof versehenen Prosobranchiern (Diotocardiern, Haliotis, Patella, Fissurella, Trochus) eine zweite Niere zu. Sie besitzen also ein Paar von Nephridien, und es ist von Interesse, dass sich diese ursprüngliche Paarigkeit noch in der Entstehung der Niere bei Paludina ausspricht. Diese liegt beim ausgebildeten Thier wie bei den meisten Gastropoden links vom Enddarm und müsste also nach den früher angestellten Betrachtungen, ehe die Drehung der hinteren Körperparthie stattfand, die rechte Niere gewesen sein (vgl. Fig. 600 *A—E*, pag. 1022). Für diese Auffassung liefert v. Erlanger's Untersuchung eine vorzügliche Bestätigung, indem nach seiner Darstellung wirklich die rechtsseitige Nierenanlage sich weiter entwickelt, die linke aber zur Rückbildung gelangt. Uebrigens ging auch schon aus P. Sarasin's Untersuchung hervor, dass bei Bythinia

die Anlage der Niere an der rechten Seite liegt und später nach links verlagert wird.

Die bei den meisten Prosobranchiern (Monotocardiern) persistirende eine Niere entspricht also der (definitiven) linken (vor der Drehung rechten) Niere derjenigen Formen, welche noch zwei Nieren besitzen. Nun pflegt aber bei diesen (Haliotis, Fissurella, Turbo, Trochus) die rechte Niere wohlentwickelt, die linke dagegen rudimentär zu sein. Es lag also die Vermuthung nahe, die persistirende Niere der Monotocardier möchte der rechten Niere der Diotocardier entsprechen, welche Auffassung auch thatsächlich mehrfach geäussert wurde (Perrier No. 87). Doch spricht die Entwicklungsgeschichte, sowie die Thatsache, dass bei den Diotocardiern das rechte Nephridium zur Ausleitung der Genitalprodukte dient (vgl. unten pag. 1086), dafür, dass eben die linke (vor der Drehung rechte) Niere die persistirende ist und bei den Monotocardiern allein erhalten bleibt (Ray Lankester No. 65, v. Erlanger No. 29).

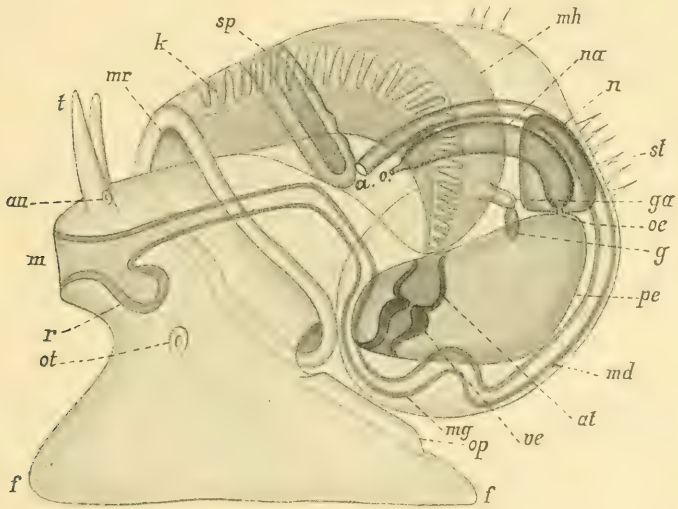


Fig. 640. Ein nahezu reifer Embryo von Paludina vivipara (nach v. Erlanger).

a After, *at* Atrium, *au* Auge, *f* Fuss, *g* Genitaldrüse, *ga* Geschlechtsausführungsgang, *k* Kieme, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *mh* Mantelhöhle, *mr* Mantelrand, *n* Niere, *na* Nierenausführungsgang, *o* Oeffnung des Ureters in die Mantelhöhle, *oe* Oeffnung der Niere in das Pericardium, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *pe* Pericardium, *r* Radulatasche, *sp* Spengel'sches Organ, *st* Stacheln an der Schale, *t* Tentakel (Fühler), *ve* Ventrikel.

Wir sprachen zu verschiedenen Malen von dem Pericardialsack. Das war insofern nicht ganz correct, als aus jenem Sack auch die Niere ihren Ursprung nahm. Weiterhin verdankt ihm auch das **Herz** seine Entstehung. Er ist jetzt sehr umfangreich und dünnwandig geworden (Fig. 639). Dorsalwärts und links von der Nierenausstülpung des Pericardialsackes tritt eine die ganze Länge desselben einnehmende rinnenförmige Einstülpung auf, welche die Anlage des Herzens repräsentirt (Fig. 638 *h*). Die Rinne setzt sich mehr und mehr vom Pericardium ab, d. h. sie wird zu einer zunächst noch gegen die primäre Leibeshöhle

offenen Röhre. Indem sich diese zuletzt schliesst und nur noch an beiden Enden mit der Wand des Pericardialsackes in Verbindung bleibt, entsteht das Herz als ein im Pericardium gelegener und an beiden Enden sich in die primäre Leibeshöhle öffnender Schlauch. Ungefähr in der Mitte dieses Schlauches ist schon früher eine Einschnürung aufgetreten, durch welche Vorhof und Kammer geschieden werden (Fig. 639 und 640).

Die **Gefässe** entstehen als Lückenräume im mesodermalen Zellmaterial der primären Leibeshöhle, also zunächst ganz unabhängig vom Herzen. Es ist im Vorhergehenden schon verschiedentlich von embryonalen oder larvalen Blutsinusen die Rede gewesen, die zum Theil rhythmische Bewegungen ausführen und darum wohl auch als sog. Larvenherzen in Anspruch genommen wurden. Derartige Blutsinuse von grösserem oder geringerem Umfang stellen zuerst auch die Anlagen der Gefässe dar, z. B. findet sich bei Paludina ein weiterer Sinus unter dem Darm (Fig. 628 *B*, *us* pag. 1064). Durch allmähliche Verengerung dieser von einer Schicht flacher Zellen umgebenen Räume und Verbindung derselben mit den offenen Enden des Herzschlauches entsteht am Ende der Herzkammer die Aorta und am Vorhof die Kiemenvene. In entsprechender Weise nehmen die übrigen Gefässe ihre Entstehung.

Die Bildung des Herzens verläuft bei den Gastropoden in minder ursprünglicher Weise, als wir sie von den Lamellibranchiaten (pag. 970) geschildert haben. Dies wird nicht überraschen, da die Circulations- und Respirationsorgane der Gastropoden infolge der asymmetrischen Gestaltung des Körpers eingreifende Veränderungen erlitten, doch deutet das Vorhandensein zweier Vorhöfe, sowie die Durchbohrung der Herzkammer durch den Darmkanal bei einer Anzahl von Prosobranchiern (Diotocardiern) auf ähnliche Verhältnisse wie bei den Muscheln hin. Man möchte glauben, dass sie auch ontogenetisch auf ähnliche Weise zu Stande kommen und dann die Stelle, wo die Bildung des Herzens am Pericardium erfolgt, für die Grenze beider Pericardien halten, doch erinnert sie auch an die Entstehung der Vorhöfe durch Einschnürung, wie sie für die Lamellibranchiaten beschrieben wurde, so dass sich nach den bisher vorliegenden Angaben ein definitives Urtheil nicht aussprechen lässt.

Es ist von Interesse, dass bei Dentalium zeitlebens ein ähnlicher Zustand bestehen soll, wie ihn das Herz der Gastropoden zur Zeit der Einfaltung des Pericardiums darstellt. Nach Plate (Solenoconch. Litt. No. 3) repräsentirt nämlich das Herz von Dentalium eine sackförmige Einstülpung des Pericardiums, und auch die Blutbahnen befinden sich in einem ähnlichen Zustand wie bei den Embryonen der Gastropoden, indem sie blosse Spalträume des Mesoderms zwischen den übrigen Organen darstellen. Freilich macht das von Plate als Pericardium und Herz angesprochene Gebilde einen recht rudimentären Eindruck, und die Nephridien stehen nicht mit dem Herzbeutel in Verbindung. Bekanntlich ist Dentalium als eine schon höher differenzirte Form aufzufassen. Immerhin wäre es möglich, dass in dieser Beziehung noch ein ursprünglicher Charakter vorläge. Es scheint fast, als ob unter den Amphineuren die Solenogastren noch ähnliche ursprüngliche Verhältnisse aufweisen, während bei den Chitoniden das Circulationssystem schon weit höher organisirt ist und ein vom Pericardium völlig umschlossenes Herz mit zwei Vorhöfen, sowie ab- und zuführenden Gefässen aufweist.

Die verschiedenartige Lagerung, welche das Herz in verschiedenen Abtheilungen der Gastropoden zeigt, und welche bekanntlich grosse

systematische Bedeutung gewonnen hat, hängt mit den schon früher wiederholt betrachteten Verschiebungen der einzelnen Körperregionen zusammen (pag. 1022). Ein Vorhof ging dabei fast immer verloren, wie wir sahen. Wird der Pallealcomplex nur an die Seite verlagert, so liegt die Kieme hinter dem Herzen, der Vorhof hinter der Kammer (so besonders bei den Opisthobranchiern); rückt der Pallealcomplex bis nach vorn, so wird die Kieme vor dem Herzen und der Vorhof vor der Kammer gefunden (Prosobranchier).

Anderweitige Darstellungen der Entstehung von Pericardium, Niere und Herz.[1]) Die Bildung des Pericardiums wurde hier so geschildert, als ob es dem gesammten Cölom entspräche, doch können v. Erlanger's Angaben über Paludina und Bythinia auch derart gedeutet werden, dass nur ein Theil des ursprünglichen Cöloms als Pericardium persistirt, das übrige aber einer Auflösung verfällt, wie wir sie ähnlich bei Bildung der definitiven Leibeshöhle der Arthropoden vor sich gehen sahen. Auch Salensky spricht noch in etwas spätereren Stadien der Embryonen des Vermetus von einem somatischen und splanchnischen Blatt, welche dem Ectoderm und Entoderm anliegen und einen immerhin umfangreichen Raum als (vergängliche) secundäre Leibeshöhle einschliessen. Die beiden Schichten des mittleren Keimblattes sind aber bei den Mollusken so wenig distinkt, dass man unseres Erachtens kaum mit einiger Sicherheit davon sprechen kann, sondern sich, soweit nicht genauere Angaben bekannt werden, an das wirklich fest umgrenzte Pericardium halten muss. Dieses betrachtet auch Salensky als Cölom und lässt in ähnlicher Weise, wie oben geschildert wurde, von ihm aus das Herz entstehen. Damit sind ausserdem die früheren Befunde von Ganin (No. 35), Bütschli (No. 18), sowie besonders P. Sarasin (No. 101) und Schalfeew (No. 106) zu vereinigen, welche zum Theil an Prosobranchiern, zum Theil an Pulmonaten gewonnen wurden.

Für die Entstehung des Herzens ist es leichter, eine Uebereinstimmung der früheren mit den neueren Untersuchungen herbeizuführen, als sich dies bezüglich des Ursprungs der Niere erreichen lässt. Zwar hat man dieselbe auch schon früher durch Abschnürung vom Pericardium (Schalfeew) oder doch in dessen nächster Nähe (Salensky) aus dem Mesoderm entstehen lassen, indem man dabei ihren Ausführungsgang von einer (ectodermalen) Einstülpung der Mantelhöhle herleitete, aber die grössere Mehrzahl der Autoren führt die ganze Niere auf eine Ectodermeinstülpung zurück. Nach dem, was wir früher (pag. 967 und 197) vom Bildungsmodus der Nephridien bei den Lamellibranchiaten und Anneliden kennen lernten, kann es nicht zweifelhaft sein, dass der erstere Bildungsmodus die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat.

H. Die Genitalorgane.

Die Entwicklung der Genitalorgane ist am genauesten von einem Prosobranchier, Paludina, d. h. also einer getrennt geschlechtlichen Schnecke, durch v. Erlanger's Arbeit bekannt geworden. Hier

[1]) Die Litteratur über die Bildung der mesodermalen Organe ist, wie die der Gastropodenentwicklung überhaupt, reich an widersprechenden Angaben. Soweit dieselben durch die neueren Untersuchungen als überwunden zu betrachten sind, gehen wir nicht auf sie ein, und vermögen auch nicht alle damit übereinstimmenden Daten zu berücksichtigen. Eine Zusammenstellung findet sich übrigens in v. Erlanger's Arbeiten (No. 27 und 28).

liegen die Verhältnisse jedenfalls weit klarer als bei den schon wiederholt studirten und doch bei Weitem nicht mit genügender Sicherheit bekannten hermaphroditischen Genitalorganen der Pulmonaten, weshalb wir uns zunächst wieder an Paludina halten. Die erste Anlage tritt hier schon in einem Stadium auf, in welchem das Velum noch vorhanden und die Urniere im Zustand ihrer höchsten Entwicklung ist also etwa im Stadium der Fig. 639. Der männliche und weibliche Apparat sind in ihrer Anlage ganz übereinstimmend.

Die Keimdrüse entsteht als rundliche Ausbuchtung des Pericardialsackes in der Nähe der ursprünglichen linken Nierenanlage (Fig. 641 *g*), welche letztere, wie erwähnt, zur Rückbildung gelangt. Die Aussackung schnürt sich dann vom Pericardialsack als rundliches Bläschen ab, welchem sich der jetzt ebenfalls zur Anlage gekommene Geschlechtsausführungsgang *(ag)* nähert. Letzterer entsteht als

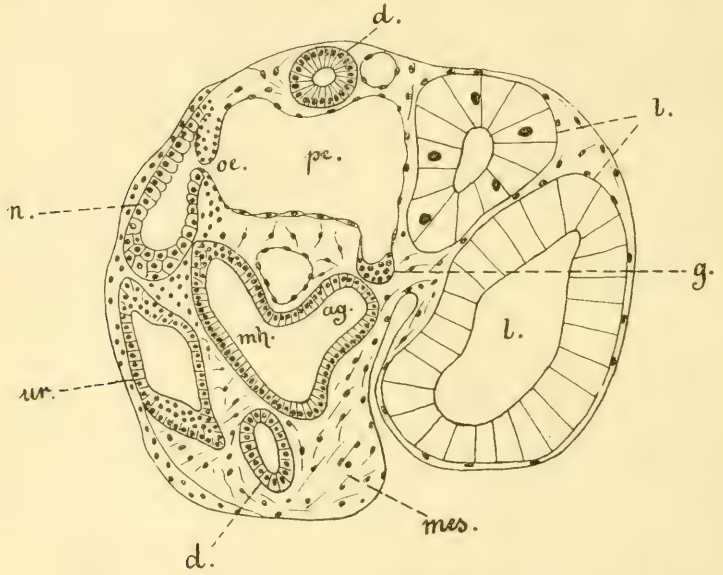


Fig. 641. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos von Paludina vivipara im Stadium der Fig. 639 (nach v. Erlanger).

ag Genitalausführungsgang, *d* Darmcanal, *g* Anlage der Genitaldrüse, *l* Leber, *mes* Mesodermgewebe, *mh* Mantelhöhle, *n* Niere, *oe* deren Oeffnung in das Pericardium, *pe* Pericardium, *ur* Ureter.

Ectodermeinstülpung von der Mantelhöhle aus, und zwar ist es nach v. Erlanger sehr wahrscheinlich, dass der rudimentäre Ausführungsgang der (ursprünglich) linken Niere direct zum Genitalgang wird. Er wächst weiter aus (642 *ag*) und vereinigt sich mit der bläschenförmigen Anlage der Keimdrüse (Fig. 640 *g* und *ga*). Geschlechtsdrüse und Ausführungsgang verlängern sich nunmehr bedeutend, und fangen an, sich zu winden, noch aber ist ein Geschlechtsunterschied in ihnen nicht zu bemerken. Dieser macht sich früher am männlichen als am weiblichen Apparat geltend.

Der männliche Genitalapparat von Paludina setzt sich aus der schon geschilderten Keimdrüse, welche zum Hoden wird, dem

ebenfalls zum Theil schon besprochenen Ausführungsgang und einem weit längeren Abschnitt des Vas deferens zusammen, welcher zum Penis hinleitet und eine etwas abweichende Entwicklung zeigt. Dieser Theil des Vas deferens entsteht in Form einer Rinne am Boden der Mantelhöhle, in welche jener früher gebildete (primäre) Ausführungsgang mündet. Die Rinne schliesst sich und wird so zu einem Rohr, welches sich bis zu dem den Penis liefernden rechten Tentakel verlängert.

Bei anderen Prosobranchiern bleibt diese Samenrinne zeitlebens als solche erhalten und setzt sich von der in der Mantelhöhle gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung bis an die Spitze des Penis fort. Wir sehen also hier in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des secundären Ureters der Pulmonaten bleibende Zustände als auf einander folgende Stadien der Ontogenie auftreten.

Der weibliche Genitalapparat von Paludina kommt nicht so früh wie der männliche zur Ausbildung. Während dieser sich am Ende der Embryonalzeit der Hauptsache nach erkennen lässt, ist dies beim weiblichen Apparat erst mehrere Wochen nach der Geburt möglich. Dann tritt nämlich ziemlich dicht an der Stelle, wo sich der ectodermale Ausführungsgang mit der röhrenförmigen Keimdrüse vereinigt, an ihm die Anlage der Eiweissdrüse in Form von 8—12 schlauchförmigen Ausstülpungen auf. Das Ovarium ist zur Zeit noch nicht differenzirt, sondern stellt noch eine von einem gleichartigen Epithel gebildete Röhre dar. Das kurze Rohr, welches vom Ovarium bis zur Eiweissdrüse reicht, soll noch von der mesodermalen Anlage herrühren, ebenso wie auch am männlichen Apparat ein kurzes vom Hoden bis zum Anfang des sog. primären (ectodermalen) Ausführungsgangs reichendes Stück mesodermalen Ursprungs ist. Dem primären Ausführungsgang des Männchens entspricht der gesammte übrige Leitungsapparat des Weibchens, welcher sich in die Mantelhöhle öffnet, wie der primäre Ausführungsgang des Männchens. Ein dem secundären Leitungsapparat des Männchens entsprechender Theil ist beim Weibchen nicht vorhanden. Mit Ausnahme dieser letzteren Parthie zeigen männlicher und weiblicher Apparat also eine grosse Uebereinstimmung ihrer Entwicklung und anscheinend völlige Homologie ihrer Hauptparthien (v. Erlanger).

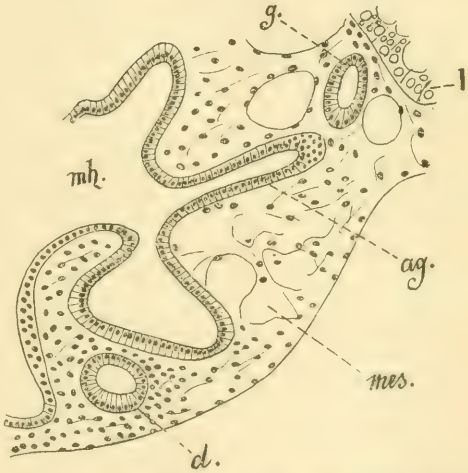


Fig. 642. Theil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo von Paludina vivipara in einem wenig jüngeren Stadium als Fig. 640 (nach v. Erlanger).

ag Ausführungsgang, *d* Darmkanal, *g* Anlage der Genitaldrüse, *l* Leber, *mes* Mesodermgewebe, *mh* Mantelhöhle.

Die Beziehung der Keimdrüsen zum Pericardium, welche man bei den Lamellibranchiaten vermuthen durfte (pag. 975), werden bei den Gastropoden durch die Erlanger'sche Untersuchung zur Gewissheit er-

hoben. Die Geschlechtsdrüsen entstehen als Wucherungen der Pericardialwand, zeigen also zu dieser dasselbe Verhältniss wie die Geschlechtsprodukte der Anneliden zum Peritonealepithel (vgl. pag. 197). Damit ist ein weiterer Anhalt für die Cölomnatur des Pericardialsackes gewonnen. Wie bei den niederen Formen die Nephridien die Ausleitung der Geschlechtsprodukte übernehmen, so scheint es, als wenn bei den Gastropoden das eine nicht mehr als Niere funktionirende Nephridium zum Geschlechtsausführungsgang werden könnte. Da bei einigen Mollusken (Solenogastren) die Nephridien noch jetzt die Leitung der Genitalprodukte besorgen, und da sich bei anderen, sogar bei den Prosobranchiern selbst (Haliotis, Patella etc.) die Nephridien zum Theil in den Dienst der Genitalorgane stellen, so wird eine derartige Verwendung des Nierenausführungsganges nicht überraschen.

Die hermaphroditischen Genitalorgane der Pulmonaten sind wiederholt Gegenstand eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen (Eisig No. 26, Rouzaud No. 94, Brock No. 16, Simroth No. 119, Klotz No. 54), ohne dass diese bisher zu einem befriedigenden Resultat über ihre Entstehung geführt hätten. Es liegen hier sehr complicirte und schwer zu erkennende Verhältnisse vor. Der wichtigste Punkt würde sein, die mehrfachen Ausführungsgänge der hermaphroditischen Formen zu dem einfachen Leitungsapparat der getrennt geschlechtlichen Schnecken in Beziehung zu setzen und sie eventuell auf diesen zurückzuführen. Wir wollen damit nicht von vornherein aussprechen, dass die Trennung der Geschlechter das ursprüngliche Verhalten darstellt, immerhin aber hat dies ziemlich viel Wahrscheinlichkeit für sich, da die älteren Gastropoden (die Diotocardier) getrennt geschlechtlich, die abgeleitetsten Formen (Pteropoden, Pulmonaten) hermaphroditisch sind. Da es nun nicht möglich ist, aus den vorliegenden Angaben über die Entwicklung der hermaphroditischen Genitalorgane ein klares Bild zu gewinnen, so liegt es nahe, sie in dem Lichte der genauer bekannten Entwicklung der getrennt geschlechtlichen Prosobranchier zu betrachten.

Schon die Frage hat den Autoren Schwierigkeit bereitet, ob der Genitalapparat aus einer gemeinsamen, oder aus zwei, bezw. drei getrennten Anlagen hervorgeht. So ist der ganze Apparat, die Keimdrüse eingeschlossen, aus einer einzigen sich später streckenden und differenzirenden Ectodermverdickung hergeleitet worden (Rouzaud). Diese Auffassung ist gewiss insofern von vornherein auszuschliessen, als die Zwitterdrüse jedenfalls vom Mesoderm geliefert wird. Bezüglich der ectodermalen Theile kann die Anlage aber gewiss eine zweifache sein, je nachdem das Copulationsorgan von der weiblichen Geschlechtsöffnung getrennt liegt oder mit ihr in einem gemeinsamen Atrium vereinigt ist. Im ersteren Falle würde der Geschlechtsapparat wie bei den Prosobranchiern (Paludina) aus drei Theilen, nämlich der mesodermalen Keimdrüse, dem primären und dem secundären Ausführungsgang nebst Penis sich zusammensetzen. Derartig liegen offenbar die Verhältnisse bei Limnäus, wie aus den Beobachtungen von Eisig und Klotz geschlossen werden darf.

Der Geschlechtsapparat von Limnäus wird bereits vor dem Ausschlüpfen der jungen Schnecke angelegt. Zuerst entsteht der Penis als Ectodermeinstülpung an der Basis des rechten Fühlers. Unabhängig davon tritt der Ovoseminalduct als ein strangförmiges Gebilde auf. Ob dasselbe mesodermaler Natur ist, wie man verschiedentlich angenommen hat, scheint zweifelhaft. Wir möchten es eher für ectodermal halten,

für welche Auffassung sich übrigens ebenfalls Anhaltspunkte in der Litteratur finden lassen. Dieser Strang ist von besonderer Wichtigkeit, weil er sich später in zwei Gänge spaltet, von denen der eine die Uterusanlage, der andere den als Prostata bezeichneten Theil des Vas deferens darstellt (Fig. 643 *ut* und *vd*). Die Zwitterdrüse entsteht unabhängig von diesem Strang aus dem Mesoderm. Ein kurzer Fortsatz der mesodermalen Anlage liefert den proximalen Theil des Zwitterganges, während der distale Theil durch Auswachsen des Ovoseminalducts entstand (Fig. 643 *zg*, Brock, Klotz). Von der Uterusanlage spaltet sich später in ähnlicher Weise wie vorher der Prostatatheil des Vas deferens, das Receptaculum seminis ab. Diese Abspaltungen geschehen durch Einwachsen von Längsfalten in den gemeinsamen Canal, der durch Aushöhlen jenes Stranges entstand. In Form einer Anzahl schlauchförmiger Ausstülpungen bildet sich in der Nähe des proximalen Endes des Uterus die Eiweissdrüse (Fig. 643 *alb*).

Die Entstehung des männlichen und weiblichen Ganges durch Spaltung einer gemeinsamen Anlage lässt sich mit ziemlicher Sicherheit für die verschiedenen zur Beobachtung gelangten hermaphroditischen Schnecken feststellen. Wenn man dazu in Betracht zieht, dass bei den Opisthobranchiern die Ausleitung von beiderlei Geschlechtsprodukten noch in einem gemeinsamen Gang stattfindet (Fig. 644 *B*) und dass auch bei den Pulmonaten eine grössere oder kleinere Strecke weit die Leitung in demselben Gang geschieht, worauf erst die Trennung in einen männlichen und weiblichen Gang erfolgt (Fig. 644 *C*), so möchte man mit Sicherheit annehmen, dass diese beiden Gänge auch phylogenetisch durch Spaltung eines Ganges entstanden sind, dass also die Opisthobranchier das ursprünglichere Verhalten darbieten. Geht man dann noch einen Schritt weiter zurück, so möchte man den gemeinsamen Ausführungsgang der Hermaphroditen auf den Leitungsapparat der getrennt geschlechtlichen Formen zurückführen. Das setzt natürlich voraus, dass man die Trennung der Geschlechter für den ursprünglicheren und den Hermaphroditismus für den abgeleiteten Zustand ansieht. Da auch bei getrennt geschlechtlichen Thieren in den Keimdrüsen des einen Geschlechts vielfach Keimprodukte angetroffen worden sind, welche eigentlich nur dem anderen Geschlecht angehören, und da auch in anderen Abtheilungen des Thierreiches, in denen die Trennung der Geschlechter die Regel bildet, einzelne höher differenzirte Formen Hermaphroditen werden, so ist eine solche Annahme nicht unstatthaft.

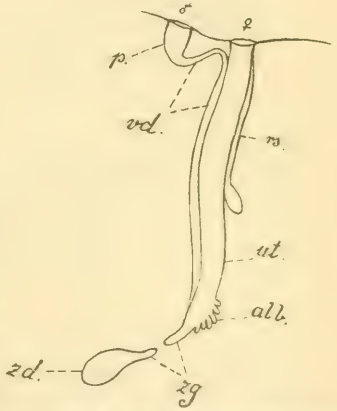


Fig. 643. Schematische Darstellung eines späteren Stadiums aus der Entwicklung der Genitalorgane einer Lungenschnecke.

alb Eiweissdrüse, *p* Penis, *rs* Receptaculum seminis, *ut* Uterus, *vd* Vas deferens, *zd* Zwitterdrüse, *zg* Zwittergang, ♂ und ♀ männliche und weibliche Geschlechtsöffnung.

Es fragt sich jetzt, wie bei den Formen, deren Penis getrennt von der Geschlechtsöffnung entsteht, die Verbindung hergestellt wird. Bei den Opisthobranchiern läuft von der Oeffnung des gemeinsamen Ganges eine Samenrinne bis zu dem ebenfalls am rechten Tentakel be-

findlichen Penis (Fig. 644 *B*). Wenn eine Spaltung des gemeinsamen Ganges in einen weiblichen und männlichen Theil eintritt, wird die Rinne von der Oeffnung des letzteren ausgehen oder es kann wohl auch vorher schon der Schluss der Rinne und ihre Loslösung vom Ectoderm zur Bildung des dem Penis näherliegenden Theiles des Vas deferens, ähnlich der Bildung des secundären Samenleiters der Prosobranchier erfolgt sein (Fig. 644 *C*). Jedenfalls ist es wahrscheinlich, dass ontogenetisch die Bildung derartig vor sich geht, wenn dies auch bisher nicht festgestellt werden konnte.

Wir haben in den Figuren 644 *A—E* ein Bild davon zu entwerfen gesucht, wie dieser Vorgang sich vollzogen haben könnte. Die Modificationen durch früheren Schluss der Rinne bei späterer Abtrennung des männlichen Ganges und der in der Ontogenie stattfindenden Einsenkung der Penisanlage (*D*) ergeben sich von selbst.

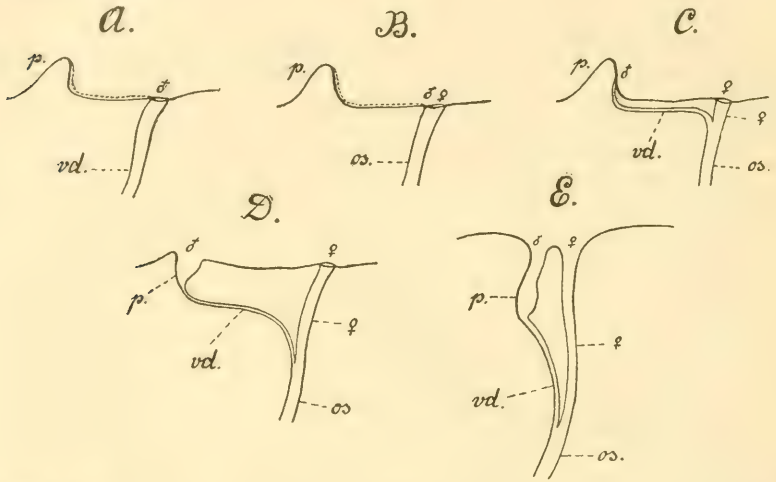


Fig. 644. *A—E* schematische Darstellung der Ausmündung des Genitalapparats in verschiedenen Entwicklungsstadien. *A* von einer getrennt geschlechtlichen, *B—E* von hermaphroditischen Schnecken.

os Ovoseminalgang, *p* Penis, *vd* Vas deferens, ♂ und ♀ männliche und weibliche Geschlechtsöffnung, bezw. der entsprechende Endtheil des Ausführungsganges.

Findet endlich ein Heranrücken des Penis an die weibliche Geschlechtsöffnung und die Vereinigung in ein gemeinsames Atrium statt, wie es bei den Stylommatophoren der Fall ist (Fig. 644 *E*), so kann die Anlage der ectodermalen Theile wohl eine gemeinsame werden, woraus sich auch die derart lautenden Angaben erklären lassen. Dann hat man nur noch zwischen der mesodermalen Anlage der Zwitterdrüse (bezw. des Zwitterganges) und der ectodermalen Anlage des primären und secundären Leitungs- bezw. Begattungsapparates zu unterscheiden.

Auf die Deutung der letzteren, übrigens weniger wichtigen Verhältnisse kann hier nicht näher eingegangen werden, da der Boden der Thatsachen durch die vorliegenden Untersuchungen noch weniger fundirt ist. Uebersichtliche Zusammenfassungen und kritische Darstellungen der betreffenden Entwicklungsvorgänge sind von Rouzaud, Brock, Semper (No. 117), Schiemenz (No. 107) und Klotz gegeben worden.

Litteratur.

1. **Alder, J. und Hancock, A.** *Observations on the structure and development of Nudibranchiate Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 12. 1843.*
2. **Alder, J. und Hancock, A.** *On a proposed new order of Gastropodous Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. 2 ser. Vol. 1. 1848.*
3. **Barrois, Th.** *Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille 1885. (Compt. rend. T. 100.)*
4. **Behme, Th.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturg. 55. Jahrg. 1889.*
5. **Bergh, R.** *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrbuch. 10. Bd. 1885.*
6. **Bernard, F.** *Recherches sur les organes palléaux des Gastropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. (7) Zool. T. 9. 1890.*
7. **Blochmann, F.** *Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.*
8. **Blochmann, F.** *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
9. **Boas, J. E. V.** *Spolia Atlantica, Bidrag till Pteropodernes Morfologi och Systematik etc. Videnskap. Selsk. Skr. Kjöbenhavn 6. Række. 1886. Auszug von Kobelt in Nachrichtsblatt Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 19. Jahrg. 1887.*
10. **Boas, J. E. V.** *Zur Systematik und Biologie der Pteropoden. Spengel's Zool. Jahrb. 1. Bd. 1886. (Enthält Bruchstücke des vorigen.)*
11. **Bobretzky, N.** *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. 13. Bd. 1877.*
12. **Boutan, L.** *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. III Suppl. 1885.*
13. **Bouvier, M. E. L.** *Système nerveux, Morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. (7) Zool. T. 3. 1887.*
14. **Braun, M.** *1) Ueber den Harnleiter bei Helix. 2) Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei Helix pomatia. Nachrichtenblatt Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 20. Jahrg. 1888.*
15. **Braun, M.** *Bericht über parasitische Schnecken. Centr.-Blatt f. Bacteriol. und Parasitenkunde. 5. Bd. 1889.*
16. **Brock, J.** *Die Entwicklung des Geschlechtsapparats der stylommatophoren Pulmonaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*
17. **Brooks, W. K.** *Preliminary observations upon the development of the marine Prosobranchiate Gastropods. Chesapeake Zool. Laboratory. Johns Hopk. Univ. Scient. Results. 1878.*
18. **Bütschli, O.** *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*
19. **Bütschli, O.** *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. 12. Bd. 1887.*
20. **Carpenter, W.** *On the development of Purpura. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. 20. 1857.*
21. **Carrière, J.** *Die Fussdrüsen der Prosobranchier etc. Arch. f. mikr. Anat. 21. Bd. 1882.*
22. **Carrière, J.** *Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig. 1885.*
23. **Claparède, E.** *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müllers Archiv f. Anat. Phys. 1857.*
24. **Conklin, E. G.** *Note on the embryology of Crepidula fornicata and of Urosalpinx cinerea. Johns Hopk. Univ. Circ. Vol. X. No. 88. 1891.*
25. **Conklin, E. S.** *The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.*
26. **Eisig, H.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnäus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 19. Bd. 1869.*
27. **Erlanger, R. v.** *Zur Entwicklung der Paludina vivipara. I. und II. Theil. Morphologisches Jahrbuch. 17. Bd. 1891.*

28. **Erlanger, R. v.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. Erster Theil. Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. Mitth. Zool. Station Neapel. 10. Bd. 1892.*

29. **Erlanger, R. v.** *On the paired Nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining Nephridium etc. Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. 33. 1892.*

30. **Fischer, M. H.** *Sur le développement du foie chez les Nudibranches. Comptes rendus Ac. Paris. T. 112. 1891.*

31. **Fol, H.** *Études sur le développement des Mollusques. Hétéropodes. Arch. Zool. exp. gén. T. V. 1876.*

32. **Fol, H.** *Sur le développement des Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén. T. IV. 1875.*

33. **Fol, H.** *Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. exp. gén. T. VIII. 1880.*

34. **Fraisse, P.** *Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

35. **Ganin, M.** *Zur Lehre von den Keimblättern bei den Weichthieren. (Russisch.) Warschauer Universitätsberichte 1873 No. 1. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

36. **Gegenbaur, C.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

37. **Gegenbaur, C.** *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig. 1855.*

38. **Grobben, C.** *Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 7. Bd. 1888.*

39. **Grobben, C.** *Zur Morphologie des Pteropodenkörpers. Arb. aus dem Zool. Inst. Univ. Wien. 8. Bd. 1889.*

40. **Haddon, A. C.** *Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 22. 1882.*

41. **Haddon, A. C.** *Section of velum and foot of veliger larva of Purpura. Ann. Mag. Nat Hist. 5 ser. Vol. 12. 1883.*

42. **Henchman, Annie, P.** *The origin and development of the central nervous system of Limax maximus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XX. 1890.*

43. **Hilger, C.** *Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges. Morphol. Jahrb. 10. Bd. 1885.*

44. **Jhering, H. von.** *Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschr. 9. Bd. 1875.*

45. **Jhering, H. von.** *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1877.*

46. **Jhering, H. von.** *Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

47. **Jhering, H. von.** *Die Stellung der Pteropoden. Nachrichtsblatt der Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 20. Jahrg. Frankfurt. 1888.*

48. **Jhering, H. von.** *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. Sc. de la France et de la Belgique. T. XXIII. 1891.*

49. **Jourdain, M. S.** *Sur le développement du tube digestif des Limaciens. Comptes rendus Paris. T. 98. 1884.*

50. **Jourdain, S.** *Sur les organes segmentaires et le podocyste des embryons des Limaciens. Compt. rend. Acad. Paris. T. 98. 1884.*

51. **Joyeux-Laffuie, J.** *Organisation et développement de l'Oncidie. (Oncidium celticum.) Arch. Zool. exp. gén. T. X. 1882.*

52. **Keferstein, W.** *Die kopftragenden Weichthiere in Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig und Heidelberg. 1862—66.*

53. **Keferstein, W.** *und* **Ehlers, E.** *Beobachtungen über die Entwicklung von Aeolis peregrina. Zoologische Beiträge. Leipzig. 1861.*

54. **Klotz, J.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparats von Lymnäus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 23. Bd. 1889.*

55. **Knipowitsch, N.** *Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralblatt. 11. Bd. 1891.*

56. **Koken, E.** *Ueber die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. Neues Jahrbuch f. Min. Geol. und Paläont. Beilageband VI. 1889.*

57. **Koren** *und* **Danielssen.** *On the development of the Pectinibranchiata. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. 19. London. 1857.*

58a. **Krohn, A.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Heteropoden und Pteropoden. Leipzig. 1860.*

58b. **Krohn, A.** *Ueber die Schale u. Larven des Gasteropteron. Meck. Arch. f. Naturgesch. 26. Jahrg. 1860.*

59. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. 4e sér. Zool. T. XIII. 1860.*

60. **Lacaze-Duthiers, H. et Prouvot, G.** *Sur un œil anale larvaire des Gastéropodes opishobranches. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 105. 1887.*

61. **Lang, A.** *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. Vierteljahrsschrift Naturforsch. Gesellsch. Zürich. 36. Jahrg. 1891.*

62. **Langerhans, P.** *Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchiata. Zeitschr. f. wiss. Zool. 23. Bd. 1873.*

63. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Pond-Snail (Limnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 14. 1874.*

64. **Lankester, E. Ray.** *On the coincidence of the blastopore and anus in Paludina vivipara. Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. XVI. 1876.*

65. **Lankester, E. Ray.** *On the originally bilateral Charakter of the renal organs of Prosobranchs etc. Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. vol. VII. 1881.*

66. **Lehmann, R.** *Anatomie von Amphibola nux Avellana. Malakozoologische Blätter. 13. Bd. Cassel. 1866.*

67. **Leuckart, R.** *Der Bau der Heteropoden. Zool. Untersuchungen. 3. Heft. Giessen. 1854.*

68. **Leydig, F.** *Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 2. Bd. 1850.*

69. **Lovén, S.** *Bidrag till kännedomen af Molluskernas utvickling. Kongl. Veterskaps Academiens Handlingar för 1839. Stockholm. 1841.*

70. **Mc Murrich, J. P.** *A contribution to the embryology of the Prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1887.*

71. **Mc Murrich, J. P.** *On the existence of a postoral band of cilia in Gastropod Veligers. Ann. Magaz. Nat. Hist. 5. ser. Vol. 16. 1885.*

72. **Manfredi, L.** *Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti della R. Accad. Scienze Fisich. Matemat. Vol. IX. Napoli. 1882.*

73. **Mark, E. L.** *Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. VI, P. 2. Cambridge. 1881.*

74. **Mazzarelli, G.** *Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. Rendiconti della R. Accad. Lincei. Class. Sc. Fis. Mat. Nat. ser. 5ª vol. I, fasc. 3. 1892.*

75. **Meuron, P. de.** *Sur les organes rénaux des embryons d'Helix. Compt. rend. Acad. Paris. T. 98. 1884.*

76. **Müller, Joh.** *Ueber Synapta digitata und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin. 1852.*

77. **Müller, Joh.** *Ueber die Entwicklungsformen einiger niederer Seethiere. Berichte Akad. Wiss. Berlin. 1852.*

78. **Müller, Joh.** *Bemerkungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Ber. Akad. Wiss. Berlin. 1857.*

79. **Müller, Joh.** *Bemerkungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Monatsberichte k. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahr 1857. (1858.)*

80. **Nordmann, A. v.** *Essai d'une Monographie du Tergipes Edwardsii. Ann. sc. nat. 3 sér. T. V. 1846.*

81. **Osborn, H. L.** *Development of the Gill in Fasciolaria. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. III. 1884—87.*

82. **Patten, W.** *Artificial fecundation in the Mollusca. Zool. Anzeiger. 8. Jahrg. 1885.*

83. **Patten, W.** *The embryology of Patella. Arb. Zool. Institut Univ. Wien. 6. Bd. 1886.*

84. **Pelseneer, P.** *Sur le pied et la position systématique des Ptéropodes. Ann. Soc. Roy. Malacologique Belgique. T. 23. 1888.*

85. **Pelseneer, P.** *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes. Ann. Soc. belg. microscop. (Mém.) t. XVI. Bruxelles. 1891.*

86. **Pelseneer, P.** *Sur la dextrosité de certains Gastropodes dits „sénestres". Compt. Acad. Paris. T. 112. 1891. (pag. 1015.)*

87. **Perrier, R.** *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. 7e sér. Zool. T. VIII. 1889.*

88. **Pfeiffer, C.** *Systematische Anordnung und Beschreibung deutscher Land- und Süsswasserschnecken. Cassel 1821.*

89. **Plate, L.** *Studien über opisthopneume Lungenschnecken I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher 4. Bd. Anatom. Abth. 1891.*

90. **Rabl, C.** *Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jen. Zeitschr. 9. Bd. 1875.*

91a. **Rabl, C.** *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch 5. Bd. 1879.*

91b. **Rabl, C.** *Ueber den „pedicle of invagisation" u. das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrb. 6. Bd. 1880.*

92. **Rabl, C.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. der k. Akad. Wiss. Wien. 87. Bd. III. Abth. 1883.*

93. **Rho, F.** *Studii sullo sviluppo della Chromodoris elegans. Atti R. Accademia d. Sc. Fisische, Mat., Ser. 2. Vol. 1. Napoli 1888.*

94. **Rouzaud, H.** *Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Travaux Lab. Zool. Faculté sc. Montpellier 1885.*

95. **Rössler, R.** *Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

96. **Rücker, A.** *Ueber die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. Oberhessisch. Gesellsch. für Natur und Heilkunde. Giessen 1883.*

97. **Ryder, J.** *Notes on the development of Ampullaria depressa. Americ. Nat. Vol. 23. 1889.*

98. **Salensky, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

99. **Salensky, M.** *Études sur le développement du Vermet. Arch. de Biologie. T. VI. 1885.*

100. **Salensky, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte von Vermetus. Biol. Centr.-Blatt 5. Bd. 1885—1886.*

101. **Sarasin, P.** *Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arbeit. Zool. Inst. Würzburg. 6. Bd. 1882.*

102. **Sarasin, P. u. F.** *Aus der Entwicklungsgeschichte der Helix Waltoni. Ergebn. Naturw. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. 2. Heft. Wiesbaden 1888. Auszug im Zool. Anzeiger 1887.*

103. **Sarasin, P. u. F.** *Ueber zwei parasitische Schnecken. Ergebn. nat. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. 1887.*

104. **Sars, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. Archiv f. Naturgesch. 3. Bd. 1837.*

105. **Sars, M.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Arch. f. Naturgesch. 6. Bd. 1840. (Späterer Zusatz über die Nudibranchier. Ebenda 11. Bd. 1845.)*

106. **Schalfeew, M.** *(Schimkewitsch.) Sur le développement du cœur des Mollusques pulmonés etc. Zoolog. Anzeiger 11. Jahrg. 1888.*

107. **Schiemenz, P.** *Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralblatt 7. Bd. 1887—88.*

108. **Schiemenz, P.** *Kritische Betrachtungen über die parasitischen Schnecken. Biol. Centr.-Blatt 9. Bd. 1889—90.*

109. **Schmidt, F.** *Die Entwicklung des Fusses der Succineen. Sitz.-Ber. Dorpater Naturf. Gesellsch. 8. Bd. 1889.*

110. **Schmidt, F.** *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. Dorpat 1891.*

111. **Schmidt, O.** *Ueber die Entwicklung von Limax agrestis. Arch. f. Anat. und Phys. 1851.*

112. **Schneider, A.** *Ueber die Entwicklung der Phyllirhoe bucephalum. Arch. f. Anat. und Phys. 1858.*

113. **Schultze, Max.** *Ueber die Entwicklung des Tergipes lacinulatus. Arch. f. Naturg. 15. Jahrg. 1849.*

114. **Selenka, E.** *Entwicklung von Tergipes claviger. Niederländ. Archiv für Zoologie 1. Bd. 1871—73.*

115. **Selenka, E.** *Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Niederländ. Archiv für Zoologie 1. Bd. 1871—73.*

116. **Semper, C.** *Entwicklungsgeschichte der Ampullaria polita etc. Utrecht 1862.*

117. **Semper, C.** *Ueber Brocks Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems. Arb. Zool. Inst. Würzburg 8. Bd. 1887.*

118. **Semper, K.** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig 1880.*

119. **Simroth, H.** *Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

120. **Simroth, H.** *Ueber das Vaginulidengenus Atopos. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

121. **Souleyet, M.** *Hétéropodes. Voyage autour du monde 1836—37 sur la Corvette La Bonite etc. T. II (mit Atlas in Folio). Paris 1852.*

122. **Spengel, J. W.** *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

123*a*. **Stepanof, P.** *Ueber Geschlechtsorgane und Entwicklung von Ancylus fluviatilis. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg 7e sér. T. X, No. 8. 1866.*

123*b*. **Stuart, A.** *Ueber die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. 15. Bd. 1865.*

124. **Trinchese, S.** *I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti della R. Accademia dei Lincei Ser. 3 Mem. Cl. Sc. Fisich. Mat. Nat. Vol. 7. Roma 1880.*

125. **Trinchese, S.** *Per la fauna marittima italiana. Aeolididae e familie affini. Att. R. Accad. dei Lincei. Ser. 3 Mem. Cl. Fisich. Mat. Nat. Vol. XI. Roma 1881.*

126. **Trinchese, S.** *Ricerche anatomiche ed embriologiche sulla Flabellina affinis. Mem. R. Accad. Sc. dell' Instituts di Bologna 4 ser. T. VIII. 1887.*

127. **Vogt, C.** *Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. VI. 1846.*

128. **Vogt, C. u. Gegenbaur, C.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte eines Cephalophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*

129. **Voigt, W.** *Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*

130. **Warneck, A.** *Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gasteropoden. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. T. 23. 1850.*

131. **Wolfson, W.** *Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis. Bull. de l'Académie des Sc. de St. Pétersbourg. T. XXVI. 1880.*

XXIX. Capitel.

CEPHALOPODEN.

Systematik: I. Tetrabranchiaten.

Mit 2 Paar Kiemen, 2 Paar Vorhöfen; mit äusserer gekammerter Schale, einer grösseren Anzahl Tentakeln in der Umgebung des Mundes. Trichter aus 2 Hälften bestehend; ohne Tintenbeutel.

1. **Nautiliden.**
2. **Ammoniten.**

II. Dibranchiaten.

Mit 1 Paar Kiemen, 1 Paar Vorhöfen, mit innerer Schale, deren Kammerung nur noch selten gut ausgeprägt (Spirula Belemniten), meist aber im Schwinden begriffen oder geschwunden ist. In der Umgebung des Mundes 8—10 Arme. Trichterhälften zu einer Röhre verwachsen; mit Tintenbeutel.

1. **Decapoden,** mit 10 Armen.
   - A. Spiruliden.
   - B. Belemnitiden.
   - C. Belemnoteuthiden.
   - D. Acanthoteuthiden.
   - E. Oigopsiden.

     Ommastrephes — Onychoteuthis — Loligopsis.
   - F. Myopsiden.

     Loligo — Sepiola — Rossia — Sepia.
2. **Octopoden,** mit 8 Armen.
   - A. Cirroteuthiden, mit Flossen.
   - B. Philonexiden.

     Tremoctopus — Philonexis — Argonauta.
   - C. Octopodiden.

     Octopus — Eledone.

---

1. Die Ablage und Beschaffenheit der Eier.

Die Eier der Cephalopoden werden vor und bei der Ablage mit besonderen schützenden Hüllen umgeben, welche bei den einzelnen Formen recht verschiedenartig gestaltet sind. Gewöhnlich wird eine grössere Anzahl von Eiern auf einen Fleck abgesetzt und bildet eine umfangreiche Laichmasse.

Bei Sepia sind die einzelnen Eier dieser Masse von einander getrennt. Jedes ist von einer plump spindelförmigen schwarzgefärbten Kapsel umgeben, welche von lederartiger Consistenz ist und an dem einen Ende in einen längeren Fortsatz ausläuft. Mittelst dieses Fortsatzes werden die Eier dicht neben einander an irgendwelche feste Gegenstände angeheftet. Diese Eikapseln erlangen etwa die Grösse einer Haselnuss. Auch bei den Gattungen Rossia und Sepiola[1]) werden die Eier gesondert abgelegt und an irgendwelche Gegenstände oder an einander befestigt, doch ist die Hülle weniger dick und ausserdem durchsichtig (Sepiola). Loligo hingegen legt ihre Eier in gallertigen Schläuchen ab, von denen jeder eine grössere Anzahl (bei Loligo vulgaris bis zu 80 und mehr) Eier enthält. Diese Schläuche werden mit dem einen Ende an feste Gegenstände angeheftet. Bei Loligo vulgaris kommt eine umfangreiche Laichmasse dadurch zu Stande, dass eine Menge solcher Schläuche mit dem Ende an einander befestigt werden. Radial von dem Befestigungspunkte ausstrahlend, bilden sie ein quastenförmiges Bündel. Die ganze grosse Laichquaste wird an Pflanzen, Holzstücke, Steine u. dergl. angeheftet.

Ebenfalls von einer gemeinsamen Gallertmasse umhüllt, aber nicht in gesonderte Schläuche getrennt sind die Eier eines von Grenacher an den Capverdischen Inseln aufgefischten und von Steenstrup den Teuthiden (also den Ommastrephes- ähnlichen Formen) zugerechneten Cephalopodenlaiches (No. 14). Dieser Laich stellt eine wurstförmige gallertige Masse von 75 cm Länge und 15 cm Dicke dar. Innerhalb der Gallerte sind die violett gefärbten kugligen Eier ziemlich regelmässig in Spiraltouren angeordnet. Die Zahl der Eier dieses Laiches geht in die Tausende. Jedes Ei ist wie bei Loligo von einer festen Hülle umgeben. Eine derartige Hülle, welche als Chorion zu bezeichnen ist (vgl. pag. 1098), umgibt auch die Eier der Octopoden

Bei Octopus und Argonauta läuft das Chorion der ovalen Eier in einen Stiel aus. Indem sich die Stiele einer grösseren Anzahl von Eiern mit einander verbinden, kommt es zu ganzen Eierbündeln, die sich wieder zu grösseren traubenförmigen Massen vereinigen (Argonauta). Auch bei Eledone vereinigen sich die vom Chorion der länglichen Eier ausgehenden Fäden zu einem stärkeren Strang, welcher dann seinerseits an der Unterlage festgekittet wird. (Joubin, No. 21). Nach unseren eigenen Wahrnehmungen werden die Eier von Eledone (wahrscheinlich E. moschata) paarweise oder in Gruppen von 2—4 Stück mit den Stielen an die Unterlage befestigt (No. 26). Dicht neben einander findet sich dann eine grosse Anzahl solcher Gruppen, so dass Laichmassen von 60 bis 70 Eiern zu Stande kommen. Die länglich ovalen Eier der betreffenden Eledone sind sehr gross und messen (mit der Hülle) 15 mm in der Länge, während die von Joubin beschriebenen nur etwa halb so lang sind.

[1]) Nach Steenstrup (No. 42) sind die von verschiedenen Forschern (P. van Beneden, Metschnikoff, Ussow) beschriebenen Entwicklungsgeschichten der Sepiola vielmehr auf eine Loligo-Art zu beziehen und herrschen auch sonst noch Unklarheiten, indem verschiedentlich die aufgefundenen und in ihrer Entwicklung verfolgten Laichmassen solchen Cephalopoden zugeschrieben wurden, denen sie gar nicht angehörten. So sollten Eiermassen von Loligo vulgaris, einem Myopsiden, dem Ommastrephes sagittatus zugeschrieben worden sein, einer Form, welche zur Gruppe der Oigopsiden gehört. Daraus ergab sich dann das falsche Resultat, dass weiter von einander entfernte Formen doch eine sehr übereinstimmende Entwicklung zeigten. Letzteres würde nach Steenstrup vielmehr dadurch zu erklären sein, dass sie alle der Gattung Loligo angehören, und die darauf gegründeten theoretischen Ausführungen wären somit hinfällig.

Bei Octopus verschlingen sich die Stiele der einzelnen Eier mit einander und hier resultiren dadurch ziemlich lange Eierstränge, an denen die Eier um eine centrale Axe dicht an einander gereiht erscheinen. Diese Schnüre werden an Felsen angeheftet, wo sie das Weibchen mit dem Körper überdeckt und jedenfalls durch dauernde Zuführung eines Wasserstroms die Entwicklung der Eier befördert (Schmidtlein)[1]. Noch mehr verbleiben die Eier von Argonauta unter der Obhut der Mutter, denn diese befestigt den Laich an der Innenseite der Schale und trägt ihn mit sich umher.

Die Kapseln bezw. die Gallertmassen, welche die Eier umgeben, und die Kittsubstanzen, mittelst deren sie festgeheftet sind, werden von besonderen, zu Drüsen differenzirten Theilen der Eileiterwand, sowie von den Nidamentaldrüsen ausgeschieden. Wo solche reiche Drüsenbildung am Genitalapparat unterbleibt, wie bei den Octopoden, sieht man die Eier nur von dem Chorion umschlossen. Dasselbe findet sich übrigens auch bei den von festen Kapseln oder Gallertmasse umgebenen Eiern. Am animalen Pol des Eies zeigt das Chorion eine Durchbohrung, die Mikropyle (Fig. 645 *m*).

Die Umstände, unter welchen bei den Cephalopoden die Begattung bezw. die Befruchtung der Eier erfolgt, sind so eigenthümlicher Natur, dass wir ihnen einige Worte widmen möchten. Bei den Octopoden geht die Befruchtung wahrscheinlich im Leitungsapparat vor sich. Mit Hilfe des Hectocotylusarmes werden die Spermatophoren in die Mantelhöhe bezw. in den Leitungsapparat gebracht. Bei Argonauta, Tremoctopus und Philonexis findet sich bekanntlich der abgelöste Hectocotylusarm des Männchens in der Mantelhöhle des Weibchens. Die Weibchen der beiden letztgenannten Formen besitzen Receptacula seminis in Form von Aussackungen des Eileiters, welche zur Aufnahme des Spermas dienen (Brock).

Aehnlich wie bei den Octopoden geht wohl auch bei den Oigopsiden die Befruchtung vor sich, indem auch hier die Spermatophoren in die Mantelhöhle des Weibchens gebracht und unregelmässig an verschiedenen Stellen der Innenwand befestigt werden. Unter den Myopsiden besitzt (nach mündlicher Mittheilung F. C. v. Maehrenthal's) das Weibchen von Rossia ein zur Anheftung der Spermatophoren dienendes wohlbegrenztes Feld neben der Oviductmündung. Bei der nahe verwandten Sepiola ist (ebenfalls nach nicht publicirten Untersuchungen von Maehrenthal's) zur Aufnahme der Spermatophoren eine seitlich von der Oviductmündung gelegene taschenförmige Einsenkung der Haut bestimmt, welche bisher irrthümlicher Weise als Endtheil des Oviducts selbst angesehen wurde.

In höchst eigenthümlicher Weise verläuft die Begattung bei den übrigen Decapoden, indem bei ihnen die Spermatophoren nicht in die Mantelhöhle gebracht, sondern in der Nähe des Mundes an der äusseren Lippenhaut (Buccalmembran) des Weibchens befestigt werden. Hier finden sich nach Vialleton's Untersuchungen bei Sepia und Loligo (sowie bei Sepioteuthis und wohl auch bei den übrigen Gattungen [v. Maehrenthal]) drüsenähnliche Einstülpungnn der Haut, welche den aus den Spermatophoren austretenden Samen aufspeichern.

Offenbar erfolgt bei dem letzteren Verhalten die Befruchtung erst dann, wenn die Eier durch den Trichter ausgestossen und einige Zeit lang durch die Arme in der Nähe des Mundes festgehalten werden. Entweder ist die später lederartige Kapsel der Eier (von Sepia) zu dieser Zeit noch weich

[1] Beobachtungen über die Trächtigkeit und Eiablage verschiedener Seethiere. Mittheil. Zool. Stat. Neapel 1. Bd. 1879.

und für die Spermatozoen durchdringbar (?), oder sie wird überhaupt erst nach Eindringen der Spermatozoen (in die Mikropyle des Chorions) gebildet, indem sich das noch flüssige Drüsensekret aus dem Trichter über die Eier ergiesst. Gleiches würde dann wohl auch für die Gallertmasse (bei Loligo) gelten. Es ist von Interesse, dass sich mit der Samenflüssigkeit, welche in den an der Buccalmembran befindlichen Spermatophoren vorgefunden wurde, eine künstliche Befruchtung der, einem Weibchen von Loligo pealii entnommenen, reifen Eiern vornehmen liess (Watase No. 50). Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Rossia.

Die Eier der Cephalopoden sind ausserordentlich dotterreich und erlangen in Folge dessen einen bedeutenden Umfang, wodurch sie sich von den Eiern anderer Mollusken wesentlich unterscheiden. Die Sepiaeier z. B. besitzen reichlich die Grösse einer Erbse (Sepia officinalis). Noch grösser und ausserordentlich dotterreich können die Eier von Eledone werden (vgl. pag. 1095). Andere Cephalopodeneier, so die von Loligo, von Octopus sind weniger dotterreich und daher erheblich kleiner; diejenigen von Argonauta sind sogar ziemlich klein, messen aber immer noch 1,3 mm im Längsdurchmesser. Stets bildet der aus ziemlich feinen

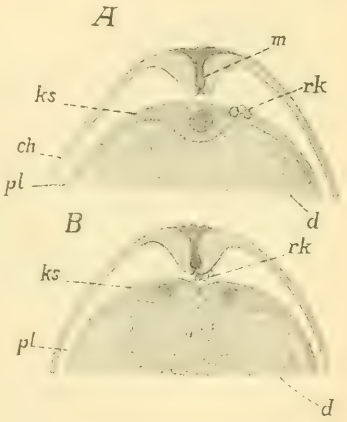


Fig. 645. *A* und *B* der obere Pol des Eies von Argonauta argo im optischen Längsschnitt. *A* im ungefurchten Zustande, *B* im Stadium der Entwicklung der Keimscheibe (nach Ussow).

ch Chorion, *d* Dotter, *ks* Keimscheibe, *m* Mikropyle, *pl* periphere Plasmaschicht, *rk* Richtungskörper.

Körnchen bestehende Nahrungsdotter die bei Weitem überwiegende Masse des Eies. Die Gestalt des letzteren ist zumeist oval (Loligo, Eledone, Octopus, Argonauta) oder kugelförmig wie bei Sepia und dem von Grenacher beobachteten Cephalopoden (vgl. pag. 1122). Dem massigen Nahrungsdotter liegt die verhältnissmässig dünne Schicht des Bildungsplasmas auf, welche sich an dem oberen, unterhalb der Mikropyle gelegenen Pole des Eies zu einer scheibenförmigen Anhäufung verdickt. Dies ist die Keimscheibe (Fig. 645 *ks*), deren Lage den animalen Pol des Eies bezeichnet. Sie geht an der Peripherie in eine sehr dünne Plasmaschicht über, welche das ganze Ei umgibt. Bemerkenswerth ist die ziemlich scharfe Abgrenzung der Keimscheibe gegen den Nahrungsdotter (Fig. 645), in Folge deren sowie anderer noch später zu besprechender Eigenschaften die Cephalopodeneier den vollkommensten Typus der meroblastischen Eier repräsentiren.

Nicht nur in den frühen Stadien der Furchung, sondern auch bereits am ungefurchten Ei lässt sich eine bilaterale Gestaltung erkennen, welche in bestimmter Beziehung zur späteren Ausbildung des Embryos steht. An den ovalen Eiern von Loligo pealii spricht sich dieselbe nicht

nur in der Form des Eies, sondern auch in der Ausbreitung der Keimscheibe auf diesem aus (Watase, No. 50). Die Eier des genannten Cephalopoden erscheinen an der einen Seite etwas abgeplattet, während sie an der entgegengesetzten Seite gewölbt sind (Fig. 646 *B*). Diesen beiden Seiten entspricht die Lage des Afters und des Mundes beim Embryo. An dem zum Vorderende werdenden Theil (*vo*) erstreckt sich das Plasma der Keimscheibe weiter hinab gegen den Aequator als an der entgegengesetzten Seite (*h*). Nach der rechten und linken Seite dagegen reicht die Keimscheibe gleich weit hinab (Fig. 646 *A*, *r* und *l*). Ein Vergleich der Fig. 646 *B* mit den Medianschnitten späterer Embryonalstadien (Fig. 672 und 673 pag. 1135) zeigt, dass der animale Pol des Eies (*d*) der Höhe der Dorsalfläche, der vegetative Pol (*v*) dagegen der Ventralfläche entspricht.

Da der Ei- bezw. der Furchungskern ziemlich genau am animalen Pol in der Keimscheibe gelegen ist (Fig. 645 *A*), so nimmt er in dieser eine etwas excentrische Stellung ein, d. h. nach vorn zu ist er weiter als nach hinten vom Rande der Keimscheibe entfernt (Fig. 646 *B*). Was die Beschaffenheit der letzteren betrifft, so scheint den Kern eine mehr hyaline Plasmazone zu umgeben, welche nach aussen zu in körniges Plasma übergeht. Jedenfalls unterscheidet sich das Plasma der Keimscheibe durch eine granulirte Beschaffenheit von der dünnen Protoplasmaschicht, welche das ganze Ei umgibt. Uebrigens scheint die Dicke der Keimscheibe in den einzelnen Fällen eine verschiedene zu sein, so viel sich aus den Angaben der Autoren entnehmen lässt. Vielleicht hängt dies aber nur von den verschiedenen Ausbildungszuständen der Keimscheibe ab.

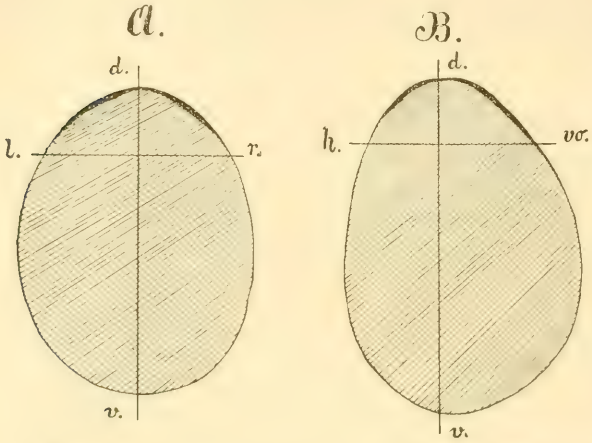


Fig. 646. *A* und *B* schematische Längsschnitte durch das Ei von Loligo pealii (nach Watase).

Der Schnitt der Fig. *B* ist in der Medianebene, derjenige der Fig. *A* in der darauf senkrechten Richtung, entsprechend der Längsaxe *d*-*v* geführt. Die schwarze Linie im Umkreis des Eies stellt das Bildungsplasma dar, während der Nahrungsdotter durch die Schraffirung angedeutet wird.

d Dorsalseite, *v* Ventralseite, *h* hinten, *vo* vorn, *l* links, *r* rechts.

Eine Dotterhaut kommt den Cephalopodeneiern allem Anschein nach niemals zu. Die mit der Mikropyle versehene oft recht feste Haut wird vom Follikelepithel abgeschieden (Ussow, Vialleton) und ist demnach als Chorion zu bezeichnen. Zwischen der Eihülle und der Oberfläche des Eies befindet sich ein ziemlich weiter freier Raum, der mit klarer Eiweissflüssigkeit erfüllt ist. Er gestattet dem Embryo eine beträchtliche Ausdehnung innerhalb des Chorions, welches übrigens selbst auch dehnbar sein soll und dadurch ein weiteres Wachsthum des Embryos erlaubt.

Am animalen Pol finden sich beim gereiften Ei die Richtungskörper, welche in der Zweizahl vorhanden sind, durch Theilung des ersten aber auf drei vermehrt werden können (Fig. 645 *rk*), so bei Loligo und Argonauta nach Ussow, während bei Sepia nach Vialleton eine solche Theilung nicht eintreten soll. Doch ist auch hier ein Anzeichen für diesen Vorgang vorhanden, indem einer der beiden Richtungskörper zwei Kerne besitzt. Letzterer Forscher stellt auch eine constante Beziehung der Richtungskörper zur ersten Furche in Abrede, doch sind die Abweichungen von derselben nur geringe und man erkennt aus seinen wie aus den Abbildungen anderer Autoren, dass sie in nächster Nähe der Richtungskörper einschneidet (Fig. 647).

2. Die Furchung und Keimblätterbildung.

Entsprechend dem grossen Dotterreichthum des Eies und der Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters an demselben ist seine Furchung eine partielle und beschränkt sich zunächst auf die Keimscheibe. Die Verhältnisse liegen also hier wesentlich anders als

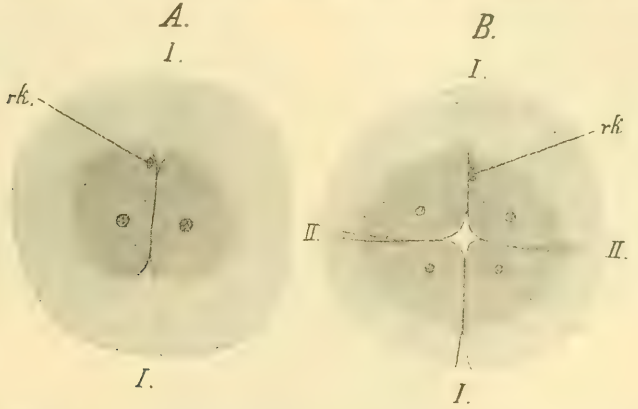


Fig. 647. *A* und *B* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium der Zwei- und Viertheilung (nach Vialleton).
I erste, *II* zweite Furche, *rk* Richtungskörper.

bei den übrigen Mollusken. Sie sind in ihren Grundzügen schon seit langen Jahren bekannt und wurden bereits in Kölliker's berühmter Cephalopodenentwicklung (No. 24) dargestellt. Diesen der Natur der Sache nach lange nicht erschöpfenden Beobachtungen, sie erschienen bereits im Jahre 1843, folgten später die von Bobretzky (No. 4), Ussow (No. 44—46), Vialleton (No. 48), sowie in neuester Zeit diejenigen von Watase (No. 50). Wir halten uns hier an die letztgenannten Autoren und zumal an die eingehende Beschreibung des Furchungsvorganges, welche Vialleton von Sepia officinalis und Watase von Loligo pealii geben. So weit bis jetzt bekannt ist, scheint übrigens die Furchung bei den verschiedenen Cephalopoden in ziemlich übereinstimmender Weise zu verlaufen.

Die Spindel des sich zur Theilung vorbereitenden ersten Furchungskernes liegt mit ihrer Längsaxe von rechts nach links (Watase), also in der Ebene der Fig. 646 *A*[1]). Auffallender Weise würde sie damit

[1]) Man vgl. das pag. 1098 über die bilaterale Gestaltung des ungefurchten Eies Mitgetheilte.

nicht, wie man dies sonst für die Regel zu halten geneigt ist, in die Richtung der weitesten Erstreckung des Bildungsplasmas fallen, da diese allem Anschein nach der Ebene der Fig. 647 *B* entsprechen müsste.

Entsprechend der Lage der Spindel tritt die erste Furche in der Richtung von vorn nach hinten auf, da sie ja die Spindelaxe in verticaler Richtung schneidet. Somit liegt die erste Furche in der Medianebene des Eies, bezw. des späteren Embryos, d. h. in der Ebene der Fig. 646 *B*. Diese erste Furche (*I*), über welcher gewöhnlich die Richtungskörper gefunden werden (Fig. 647 und 645 *B*, *rk*), geht von der mittleren Parthie der Keimscheibe, wo der Furchungskern liegt, aus und schreitet nach der Peripherie derselben fort. In der Mitte schneidet sie am tiefsten ein und theilt hier das ganze Protoplasma in zwei Segmente (Fig. 646 *B*, während sie weiterhin, zumal über die eigentliche

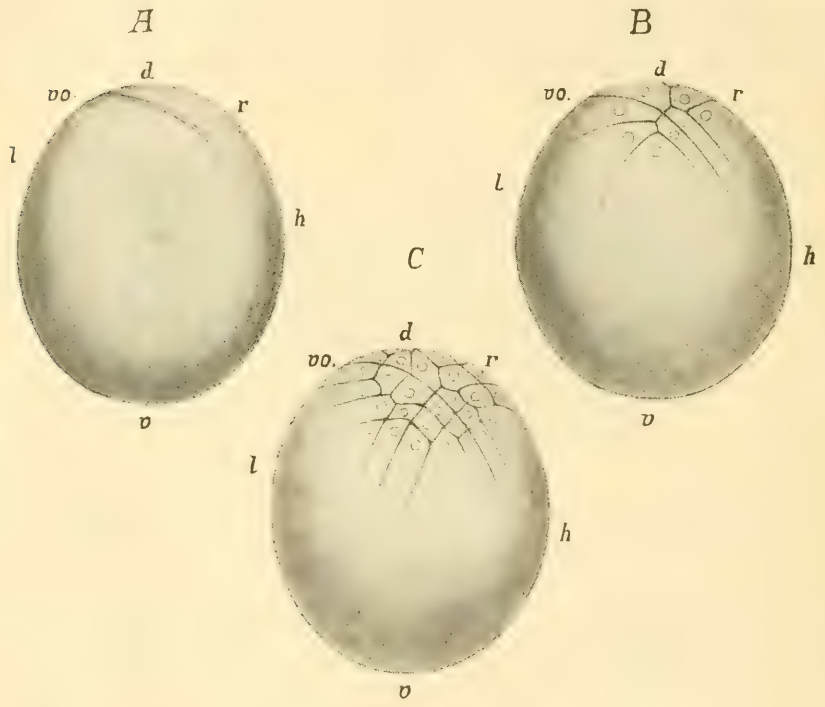


Fig. 648. *A—C* Eier von Loligo pealii, welche verschiedene Furchungsstadien der Keimscheibe und deren bilaterale Symmetrie erkennen lassen (nach Watase). *d* dorsal, *v* ventral, *vo* vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts.

Keimscheibe hinaus, wohin sie sich ebenfalls fortsetzt (Fig. 647 und 648 *A*), nur eine seichte Rinne im Bildungsplasma darstellt, welche sich gegen den Aequator zu ganz verliert. Aehnliches gilt für die nächsten Furchen, die wie die erste Meridionalfurchen sind (Fig. 647—649).

Die zweite Furche ist im rechten Winkel zur ersten gestellt (Fig. 647 *B*, *II*). Infolge des Uebergreifens der Furchen von der Keimscheibe auf die dünne Plasmaschicht der Eiperipherie erscheinen diese ersten Blastomeren ebenso wie die folgenden (Fig. 647—649) nicht distinct

abgegrenzt, sondern gehen in das periphere Plasma über. Das Gleiche ist noch bei den peripher gelegenen Furchungszellen späterer Stadien der Fall (Fig. 648 *C* — 651). Vialleton bezeichnet dieselben als Blastoconen gegenüber den Blastomeren.

Ein weiterer Schritt in der Furchung wird dadurch bezeichnet, dass jedes der vier bisher vorhandenen Segmente in zwei neue zerlegt erscheint (Fig. 649 *A* und 648 *B*). Von den betreffenden Furchen (*III'* und *III''*) sind nur die vorderen (*III'*) etwa im Winkel von 45° gegen die Medianlinie geneigt und theilen in Folge dessen die beiden vorderen Segmente in ungefähr gleiche Hälften. Die beiden hinteren Furchen (*III''*) laufen ziemlich parallel der Medianebene (Fig. 648 *B* und 649 *A*), wodurch es kommt, dass hier an der hinteren Parthie der

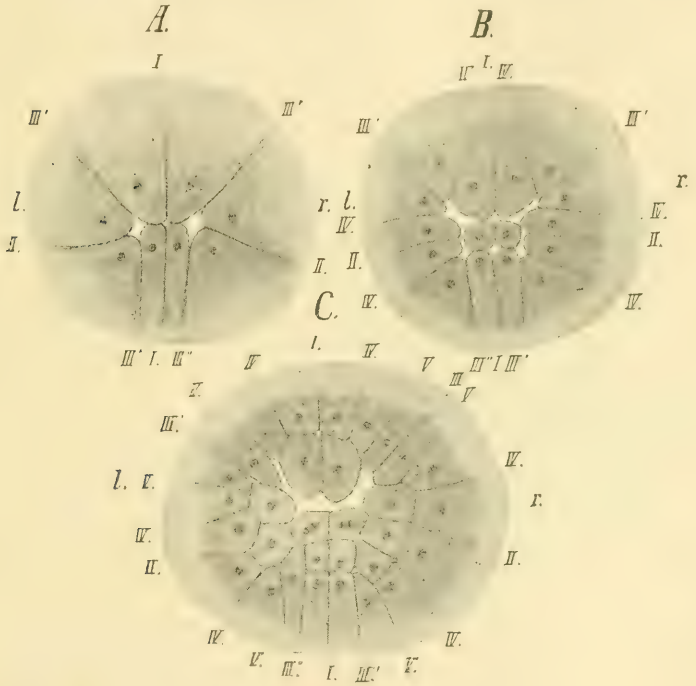


Fig. 649. *A—C* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium der Achttheilung und zwei späteren Stadien (nach Vialleton).

Die Keimscheiben sind in der Weise orientirt, dass die Vorderseite nach oben, die Hinterseite nach unten gerichtet ist, *l* linke, *r* rechte Seite.

I—V Richtung der ersten bis fünften Meridionalfurche.

Keimscheibe zwei von parallelen Seiten begrenzte, schmale Segmente abgeschnitten werden. Durch diesen Verlauf der Furchung, welcher von den Beobachtern in recht übereinstimmender Weise dargestellt wird, gewinnt die gefurchte Keimscheibe eine auffällig bilaterale Beschaffenheit, die auch in den späteren Stadien in ähnlicher Weise erhalten bleibt (Fig. 648 und 649 *B* und *C*, Fig. 650), indem jene beiden Segmente, sowie die aus ihnen hervorgehenden Blastomeren ihre charakteristische Gestaltung, bezw. die regelmässige Lagerung zur Medianebene beibehalten

und auch die übrigen Furchungszellen ihre symmetrische Anordnung zur letzteren bewahren.

Die breiten Segmente des achtzelligen Stadiums (Fig. 649 *A* und 648 *B*) sind nach vorn, die schmalen dagegen nach hinten gerichtet, wie Watase angibt und wie schon früher vermuthet worden war (Ussow). Damit spricht sich also an der gefurchten Keimscheibe die bilaterale Gestaltung und Beziehung zur Form des ausgebildeten Thieres noch deutlicher aus, als dies bereits am ungefurchten Ei angedeutet war (vgl. pag. 1098 sowie Fig. 646 *A* und *B*).

Es muss hierzu bemerkt werden, dass Vialleton die auffallende bilaterale Gestaltung der gefurchten Keimscheibe zwar ebenfalls beschreibt, wie aus der Fig 649 hervorgeht, aber nicht so bestimmte Beziehungen zur Gestaltung des ungefurchten Eies annimmt. An dem kugelrunden Ei von Sepia mag es vielleicht schwieriger sein, diese Verhältnisse mit Sicherheit festzustellen. Die von Ussow betonte Identität der Medianlinie des Blastoderms mit derjenigen des Embryos nimmt auch Vialleton als wahrscheinlich an, so dass also auch nach seiner Auffassung die bilaterale Gestalt der gefurchten Keimscheibe derjenigen des Embryos entsprechen dürfte.

Da die späteren Furchungsstadien in Folge der fortschreitenden Zelltheilungen eine so regelmässige Gestaltung der Keimscheibe nicht mehr erkennen lassen (Fig. 651), so dürfte der Nachweis des directen Uebergangs der bilateralen Gestalt der Keimscheibe in die des Embryos ein recht schwieriger sein, auch ist er bisher nicht exact geliefert worden, so viel wir sehen. Aber die bei recht verschiedenen Cephalopoden (Loligo, Sepia, Argonauta[1]) in übereinstimmender Weise auftretende Bilateralität der Keimscheibe lässt deren Beziehung zur Gestalt des Embryos mehr als wahrscheinlich erscheinen, weshalb man sich zunächst der (bisher allerdings auch noch nicht genügend begründeten) Auffassung von Watase anschliessen muss.

Die Furchung geht in der Weise weiter, dass durch eine äquatorial gerichtete Furche von den beiden schmalen hinteren Segmenten nach der Mitte der Keimscheibe zu zwei kleine Blastomeren abgeschnitten werden (Fig. 649 *B*), welcher Vorgang sich an den beiden davor (also ebenfalls neben der Medianlinie) gelegenen Segmenten wiederholt (Fig. 649 *C*). Weitere meridionale Furchen (*IV* und *V*) zertheilen schon vorher (Sepia), oder erst nachher (Loligo) die Segmente in kleinere Abschnitte. Die beiden charakteristisch gestalteten und gelagerten schmalen Segmente der hinteren Parthie bleiben aber davon unberührt, nur lösen sich abermals gegen das Centrum hin zwei Blastomeren von ihnen ab (Fig. 649 *C*). Dasselbe ist bei zwei, bezw. drei seitlich gelegenen Segmenten der Fall, wie aus der nämlichen Figur, sowie Fig. 648 *C* hervorgeht.

Durch das Auftreten weiterer, theils meridional theils äquatorial gerichteter Furchen (Fig. 648 *C*—650) wächst die Zahl der Segmente mehr und mehr. Nach Kölliker's und Vialleton's Darstellung scheinen die Segmente in der Mitte der Keimscheibe nicht völlig an einander zu stossen (Fig. 647 und 649). Mit dem Fortschreiten der Furchung schwindet diese Lücke im Centrum.

[1]) Bezüglich Argonauta müssen wir uns auf die wiederholt ausgesprochene Angabe Ussow's verlassen, dass er die Furchung bei den von ihm beobachteten Formen in übereinstimmender Weise verlaufen sah. Freilich wäre eine Bestätigung dieser Angaben für die Octopoden erwünscht. Bezüglich der von Ussow ebenfalls untersuchten vermeintlichen Sepiola gilt das pag. 1095 in der Anmerkung Gesagte.

Die bilaterale Symmetrie, welche sich bisher (Fig. 650) und auch noch in etwas späteren Stadien an der Keimscheibe aussprach, wird dadurch noch verstärkt, dass die Zellen in etwas differenten Zeiten die Theilung durchmachen, was sich in dem verschiedenen Zustand ihrer Kerne ausdrückt. Einen solchen Fall stellt z. B. die Fig. 650 dar, in welcher die hinteren, neben der Mittellinie gelegenen Zellen ruhende Kerne aufweisen, während die Kerne aller übrigen Zellen sich im Theilungsstadium befinden. Diese Erscheinung macht sich vielfach auch an grösseren Zellencomplexen geltend. Die fast schematischen Bilder, welche dadurch zu Stande kommen, entsprechen nach Watase's ausdrücklicher Betonung ganz der wirklichen Sachlage. Dies wird übrigens auch durch Vialleton's schon früher gegebene Darstellung (z. B. Fig. 25 und 26 No. 48) bestätigt, welche ebenfalls die verschiedenen Zustände der Kerne in symmetrischer Vertheilung erkennen lässt. Uebrigens können auch ganze Complexe, wie etwa die hintere oder eine seitliche Parthie, in der Theilung rascher vorschreiten, während andere etwas zurückbleiben, was sich dann wiederum im Zustand der Kerne zu erkennen gibt.

In der Keimscheibe der Fig. 650 sind zwei symmetrisch gelegene, durch die Furchen *II* und *III'* begrenzte Complexe von Segmenten dadurch ausgezeichnet, dass die dazwischen liegenden Furchen weniger deutlich als die übrigen ausgeprägt erscheinen. Diese Segmente dokumentiren sich dadurch als zusammengehörig, und höchst wahrscheinlich sind sie aus dem durch die Furchen *II* und *III'* begrenzten Segment des Stadiums der Figur 649 *A* hervorgegangen, welches bei Loligo in ganz ähnlicher Weise wie bei Sepia durchlaufen wird (Watase). Auch durch derartiges Verhalten tritt die bilaterale Gestaltung deutlicher hervor.

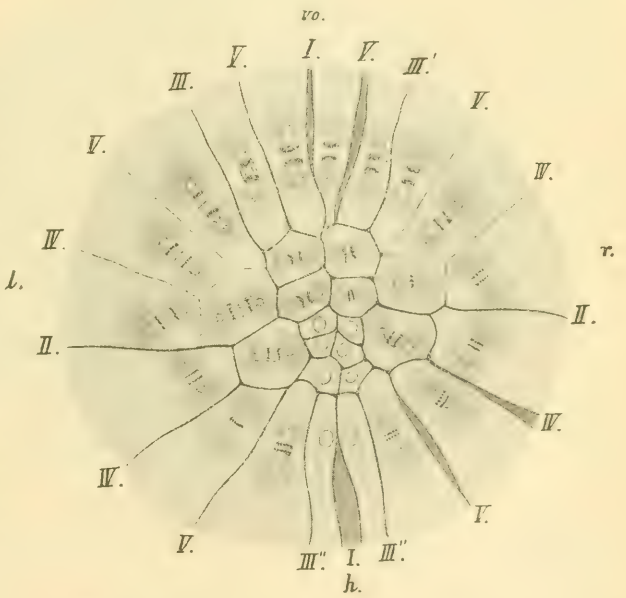


Fig. 650. Keimscheibe von Loligo pealii in einem späteren Furchungsstadium mit noch deutlich erkennbarer bilateraler Symmetrie. Die Blastomeren und Blastocoelen sind symmetrisch zur Medianlinie *I—I* angeordnet (nach Watase).

vo vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts. *I—V* Richtung der ersten bis fünften Furche.

Bisher liess sich in der Anordnung der Furchungszellen deutlich ihre Entstehung erkennen, und ihre Lagerung war eine sehr regelmässige, von der Mittellinie aus zu bestimmende. Mit dem weiteren Fortschreiten der Furchung lässt sich infolge der stetigen Grössenabnahme der Blastomeren eine so regelmässige Gestaltung der Keimscheibe nicht mehr nach-

weisen. Höchstens gibt sich zunächst noch in den peripher gelagerten Zellen, besonders in den Blastoconen, eine gewisse Regelmässigkeit der Lagerung zu erkennen, doch geht auch diese mit der weiteren Vermehrung der Zellen schliesslich verloren. Der animale Pol des Eies erscheint jetzt von einer einschichtigen „Scheibe“ [1]) polygonaler Plattenzellen bedeckt (Fig. 651). Nur am Rande der Scheibe zeigen dieselben keine polygonale Gestaltung, indem ihnen die äussere Berandung fehlt (Fig. 651 *blc*). Sie gehen hier noch in die übrige Masse des Bildungsdotters über (Blastoconen). In der Grösse der Blastomeren ist aus der Fig. 651 eine gewisse Differenz zu erkennen, doch lässt sich dieses Verhalten allem Anschein nach noch nicht mit Sicherheit auf die späteren Gestaltungsverhältnisse des Embryos beziehen.

Die Keimscheibe breitet sich aus und vergrössert sich, wie man aus den Figuren 647—651 erkennt, zunächst wohl hauptsächlich auf Kosten

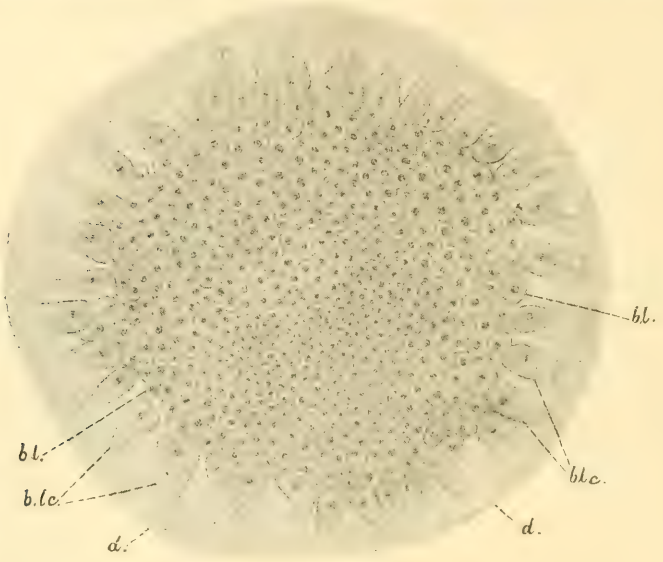


Fig. 651. Keimscheibe von Sepia officinalis in einem späteren Furchungsstadium (nach Vialleton).
bl Blastomeren, *blc* Blastoconen, *d* Dotter.

des anstossenden Bildungsdotters; erst später wird in ausgiebiger Weise das Material des Nahrungsdotters für die Ernährung des wachsenden Embryos zur Verwendung gebracht.

Nach einer bedeutenden Vermehrung der Furchungszellen nehmen die peripheren Zellen insofern eine andere Gestaltung an, als sie sich an ihrem freien Ende verschmälern und die Tendenz zeigen, sich aus dem Zusammenhang mit der Keimscheibe zu lösen (Fig. 652 *Z*). Sie runden sich schliesslich ab und rücken von der Keimscheibe weg. In der Umgebung der letzteren werden sie dann vereinzelt an der Oberfläche des Nahrungsdotters gefunden. Es sei gleich hier bemerkt, dass diese Zellen nach der Beobachtung Vialleton's unter das Zellenmaterial der Keimscheibe wandern, sich daselbst zu einer zusammen-

[1]) Diese sog. Scheibe ist thatsächlich eine mehr oder weniger gewölbte Kappe.

hängenden Zellenlage anordnen und allmählich über den ganzen Nahrungsdotter ausbreiten sollen. Doch damit sind wir schon zur Bildung der Keimblätter gelangt, zu deren Verständniss es erforderlich ist, vorher noch eines anderen Vorgangs, sowie der bisher darüber geltenden Anschauungen zu gedenken.

Die Frage nach der **Keimblätterbildung** der Cephalopoden ist als eine äusserst verworrene zu bezeichnen. Dass die Bedeutung der einzelnen am Keim sich bildenden Zellschichten nicht erkannt und ihre Bildungsweise nicht in befriedigender Weise auf entsprechende Vorgänge bei den übrigen Mollusken, bezw. bei den Angehörigen anderer Thierkreise zurückgeführt werden konnte, liegt offenbar an den höchst modificirten Verhältnissen, welchen die Cephalopodeneier durch die massige Einlagerung an Dotter und die auffallend strenge Sonderung von Nahrungs- und Bildungsdotter unterworfen sind.

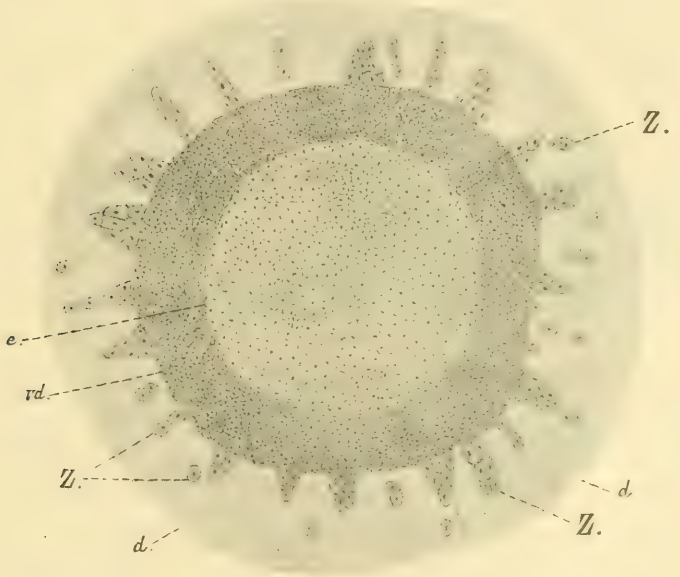


Fig. 652. Keimscheibe von Sepia officinalis beim Beginn der Keimblätterbildung (nach Vialleton).

d Dotter, *e* einschichtiger Theil der Keimscheibe, *vd* verdickter (mehrschichtiger) Theil der Keimscheibe (area opaca), *Z* in Loslösung von der Keimscheibe begriffene Zellen.

Um kurz die bisherige Auffassung von der Keimblätterbildung darzustellen, so hatte man gefunden, dass die aus einer einschichtigen Zellenlage bestehende Keimscheibe, welche nur erst einen geringen Theil des Nahrungsdotters am animalen Pol des Eies bedeckt, zu einer gewissen Zeit an der Peripherie eine Verdickung ihrer Zellenschicht erfährt (Fig. 653). Die so entstehende Zellenlage, welche bald durch reiche Zellvermehrung bedeutend an Umfang gewinnt und sich unter der ganzen oberen Schicht der Keimscheibe ausbreitet, hat man entweder durch Abspaltung (Verdickung) von der schon vorhandenen Zellenlage (Metschnikoff, Ussow) oder aber durch Umbiegen derselben nach innen (Bobretzky) entstehen lassen.

Angesprochen hat man die massige Zellenanhäufung gegenüber der oberen Zellenlage (dem Ectoderm) zumeist als Mesoderm, obwohl aus ihr auch das Mitteldarmepithel, also ein Gebilde von sonst regelmässig entodermalem Ursprung hervorgehen sollte. Unter dieser vorläufig als Mesoderm zu bezeichnenden Zellmasse findet sich nun eine weitere Zellenlage, deren Entstehungsweise und Beziehung zu den übrigen Schichten von ganz besonderem Interesse ist. Es ist dies die sog. Dottermembran der Autoren, welche, vom Umfang der Keimscheibe ausgehend, sich sowohl unter dieser (und dem „Mesoderm"), wie auch über den ganzen Nahrungsdotter verbreitet und ihn als einschichtige Zellhaut umgibt.

Nach Ray Lankester's Annahme, die von vornherein viel Wahrscheinliches für sich hatte, verdankte die sog. Dottermembran freien im Dotter vertheilten Zellen (bezw. Kernen) ihren Ursprung, welche sich ohne Weiteres den Dotterzellen und Merocyten in den ebenfalls höchst dotterreichen Eiern der Arthropoden und Vertebraten vergleichen liessen. Diese Kerne sollten dann an die Oberfläche rücken, sich mit Protoplasma umgeben und zur Bildung der Dottermembran vereinigen.

Andere Forscher (so z. B. Ussow) waren mehr geneigt, die Zellen der „Dottermembran" von den tieferen Schichten der Keimscheibe, also von dem „Mesoderm" abzuleiten. Jedenfalls hat diese Hüllmembran des Dotters

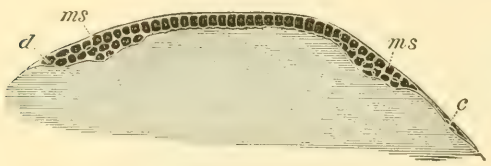


Fig. 653. Längsschnitt durch ein Ei von Loligo im Stadium der Randverdickung der Keimscheibe (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).
c periphere Zellen, *d* und *ms* die Randverdickung.

eine ähnliche Bedeutung wie die (vitellophagen) Dotterzellen bei den Arthropoden und Vertebraten. Da die Benennung Dottermembran oder Dotterhaut keine recht glückliche, weil für gewöhnlich in anderer Bedeutung gebrauchte ist, so werden wir diese zellige Haut mit einem (übrigens auch gelegentlich von Ray Lankester angewandten) Namen als Dotterepithel bezeichnen.

Während der Bildung des Dotterepithels hat sich die oberflächliche Zellschicht, das Ectoderm, schon über den ganzen Nahrungsdotter ausgebreitet, so dass dieser ausserhalb der Keimscheibe von zwei Zellenlagen überzogen ist. Dazu kommt, soweit die Keimscheibe reicht, die zwischen Ectoderm und Dottermembran gelegene Zellmasse, das „Mesoderm". Es sind also allem Anschein nach die drei Keimblätter vertreten, wenn man das Dotterepithel vorläufig als das Entoderm anspricht. Dabei ergibt sich jedoch die Schwierigkeit, dass man dasselbe nicht in Beziehung zur Bildung des Mitteldarms bringen konnte, sondern dass dieser vielmehr durch Spaltung der mittleren Zellenschicht seinen Ursprung nehmen sollte.

Nachdem zunächst eine Verständigung über die Schichten erlangt wurde, welche den Cephalopodenkörper aufzubauen haben, soll die Entstehungsweise derselben verfolgt werden, wie sie nach den neueren Untersuchungen am wahrscheinlichsten sich darstellt.

Wir lernten die Entstehung des Keimes bis zu demjenigen Stadium kennen, auf welchem der animale Pol des Eis von einer einschichtigen Platte polygonaler Zellen bedeckt ist und am Umfang dieser Platte unregelmässig gestaltete Zellen sich aus dem Zusammenhang der übrigen

lozulösen beginnen (Fig. 652). Ungefähr gleichzeitig mit diesem Vorgang findet am Rande der Keimscheibe die schon erwähnte Verdickung derselben statt, d. h. durch stärkere Zellvermehrung wird die Platte hier mehrschichtig (Fig. 652 *vd* und 653). Es ist das dieselbe Erscheinung, welche frühere Autoren als die Bildung (Abspaltung) des Mesoderms bezeichneten.

Ehe die so gebildete Zellschicht ihren engen Zusammenhang mit der oberflächlichen Zelllage der Keimscheibe verliert, sollen die vorher von der Keimscheibe abgelösten Zellen nach Vialleton eine wesentliche Veränderung durchmachen. Ihre Zellennatur schwindet, indem ihre, wenn auch unregelmässige, so doch distincte Begrenzung verloren geht und sie nunmehr nur noch in Form eines Syncytiums, d. h. als Kerne erscheinen, welche in die dünne, den Nahrungsdotter umgebende Lamelle von Protoplasma eingelagert sind. Es ist zweifellos, dass man in ihnen dieselben Kerne vor sich hat, welche nach Ray Lankester durch freie Kernbildung im Dotter entstehen sollten und später die Bildung des Dotterepithels veranlassten. Letztere Bedeutung kommt diesen nach der Beobachtung Vialleton's von der Keimscheibe abstammenden zelligen Gebilden auch wirklich zu, indem sie sich stark vermehren und sich anfangs zur Bildung einer Zellschicht vereinigen, die nicht nur unter die Keimscheibe vordringt (Fig. 654 *A—C de*), sondern sich auch unterhalb des Ectoderms über den gesammten Dotter erstreckt. Die Bildung dieses Dotterepithels sowohl als auch die Verdickung des Keimscheibenrandes, welche sich um die ganze Peripherie erstreckt, wird durch die Abbildungen Fig. 654 *A—C* verdeutlicht. Dieselben lassen zugleich das Vordringen des Dotterepithels gegen die Mitte der Keimscheibe erkennen, wie es von Vialleton und ähnlich von Watase angenommen wird.

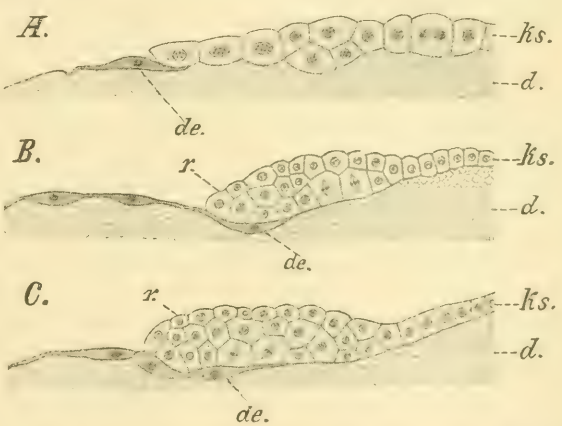


Fig. 654. Schnitte durch einen Theil (und zwar den Rand) der Keimscheibe von Sepia officinalis (nach Vialleton). *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ks* Keimscheibe, *r* deren verdickter Rand.

Indem die durch die Randverdickung der Keimscheibe gebildete Zellenmasse sich von der oberflächlichen Lage, dem Ectoderm, abspaltet, kommt diejenige Schicht zu Stande, welche frühere Autoren als das Mesoderm ansprachen. Um die wirkliche Bedeutung der besprochenen Schichten zu erkennen, ist es nöthig, ihr weiteres Schicksal zu verfolgen. Da es sich hierbei um etwas spätere Entwicklungsvorgänge handelt, wird es zum besseren Verständniss beitragen, wenn wir vorher diejenigen Veränderungen ins Auge fassen, welche sich äusserlich an der Keimscheibe bezw. am ganzen Blastoderm vollziehen.

3. Die Ausbildung der äusseren Gestalt des Embryos.

Während der Bildung des Dotterepithels und der gleichzeitig erfolgenden Verdickung des Keimscheibenrandes geht von dessen oberflächlicher Zellenlage eine weitere rasche Vermehrung der Zellen aus, welche eine allmähliche Ausdehnung dieser oberen Zellenlage über das ganze Ei zur Folge hat. Man bezeichnet diese Zellschicht wohl als Blastoderm, obgleich diese Benennung nicht ganz correct ist, denn abgesehen davon, dass bereits eine Differenzirung derselben in der Umgebung des animalen Pols stattgefunden hat, folgt ihr auch bald eine zweite Schicht, die Dottermembran, in der Umwachsung des Eies. Es lassen sich jetzt am Ei zwei Parthien unterscheiden, nämlich eine, deren Ausdehnung anfangs durch die verdickte Randparthie (Fig. 652 und 653) gekennzeichnet war und die sich allmählich weiter über dem Dotter verbreitet, sowie eine zweite, welche vorerst nur durch die beiden Zellenlagen, Ectoderm und Dottermembran, gebildet werden soll, wie angegeben wird. Die erstere Parthie kann als Keimscheibe bezeichnet werden; auf sie ist die Anlage des Embryos beschränkt, während der übrige Theil des Eies den späteren Dottersack repräsentirt. Zu den beiden zelligen Häuten, welche anfänglich in diesem Bezirk den Dotter bekleiden sollen, kommt sehr bald, vielleicht auch gleichzeitig, durch Ausbreiten des Mesoderms noch eine mittlere Schicht hinzu (vgl. pag. 1132).

Die Verbreitung der als Keimscheibe zu bezeichnenden Parthie über den Dotter verhält sich bei den einzelnen Cephalopoden sehr verschieden. Bei dem ausserordentlich dotterreichen Ei von Sepia ist es nur ein kalottenförmiger Abschnitt des kugelrunden Dotters, welcher die Embryonalanlage darstellt. Hier kann man also am ehesten von einer Keimscheibe sprechen, und der Dottersack ist von Anfang an sehr umfangreich. Bei anderen und, so viel man bis jetzt weiss, bei der grösseren Zahl der Cephalopoden verbreitet sich die Embryonalanlage und also auch die sogenannte Keimscheibe über einen viel bedeutenderen Theil des Eies (Fig. 655), und erst später tritt eine Aenderung insofern ein, als sich die Embryonalanlage wieder mehr gegen den animalen Pol zurückzieht und dadurch auch in diesem Fall ein Dottersack zur Ausbildung kommt (Fig. 656—658). Bei dem von Grenacher beobachteten Cephalopoden unterbleibt die Entwicklung eines äusseren Dottersackes fast ganz (Fig. 666 pag. 1125) und die im Verhältniss weniger umfangreiche Dottermasse findet sich hier schon sehr bald von der Embryonalanlage umschlossen. Diese letztere Form würde somit an das Ende einer Reihe zu stellen sein, deren Anfangspunkt Sepia mit seiner ungemein reichen Dotterentwicklung bildet. Ueberleitungen von Sepia zu jenem noch nicht genauer bestimmten Cephalopoden Grenacher's bilden die Formen (wie Loligo, Octopus, Argonauta), bei denen der Dottersack mehr und mehr zurücktritt und die Embryonalanlage anfangs den grösseren Theil des Dotters in sich schliesst.

Aehnlich wie Sepia möchte sich vielleicht Eledone verhalten, wenn man nach dem grossen Dotterreichthum des Eies (pag. 1095) und dem beträchtlichen Umfang des Dottersackes älterer Embryonen urtheilen darf (No. 26).

Es muss hier erwähnt werden, dass die Furchung und Keimblätterbildung bei den bezüglich der weiteren Ausbildung etwas differenten Formen, so viel bekannt, sehr übereinstimmend und in der oben geschilderten Weise verlaufen.

Bei den Formen, bei welchen sich die Anlage des Embryos schon früh von dem umfangreichen Dottersack unterscheidet, besteht das Ectoderm im Gebiet der Keimscheibe aus kubischen Zellen, während es im

Bereich des Dottersackes von flachen Zellen gebildet wird. Während seiner allmählichen Ausbreitung über den Dotter erhält das Blastoderm eine Bewimperung. Dieselbe kann das ganze Blastoderm bedecken oder zunächst nur an bestimmten Theilen, so besonders an dem vorwachsenden Rande desselben auftreten (Fig. 655 u. 665 pag. 1123), Wenn diese Bewimperung eine starke Ausbildung gewinnt, und sich über das ganze den Dotter ziemlich bedeckende Blastoderm verbreitet, wie dies bei Loligo der Fall ist, so rotirt der Embryo innerhalb der Eihaut, eine Erscheinung, welche an die freischwärmenden Larven aus den anderen Abtheilungen der Mollusken erinnert. Bei Argonauta und Octopus soll sich eine Bewegung des Embryos nur in der Weise geltend machen, dass der Pol, an welchem die Furchung begann, von der Mikropylgegend weg an diejenige des Eistieles zu liegen kommt (Ray Lankester). Thatsächlich findet man die Embryonen von Octopus theils am Mikropylpol des Eis, theils am entgegengesetzten Pol gelegen und bei den von uns beobachteten älteren Embryonen war sogar letzteres häufiger der Fall.

Die Bewimperung der Embryonen schwindet entweder bald wieder, oder bleibt längere Zeit erhalten, wie z. B. bei Sepia, wo sie sich noch an dem schon weit ausgebildeten Embryo findet und auch dem Dottersack zukommt. Trotzdem rotiren die Sepia-Embryonen nicht wie die von Loligo, was offenbar auf die grosse Menge des Dotters zurückzuführen ist (Koelliker).

Noch ehe die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm beendet ist, treten an diesem bezw. an der Keimscheibe Andeutungen der künftigen Gestalt des Tintenfisches auf (Fig. 655 u. 656 *A*). Wir betrachten die Anlage und weitere Ausbildung desselben zunächst von einer derjenigen Formen, bei welchen das Blastoderm sehr früh den Dotter umwächst und die Embryonalanlage zunächst den grössten Theil des Dotters in sich schliesst. Die Entwicklung einer solchen Form, Loligo pealii, wurde von Brooks am eingehendsten studiert (No. 7). Desgleichen hat Ray Lankester verschiedene Stadien aus der Loligoentwicklung mitgetheilt (No. 30) und Angehörige dieser Gattung haben jedenfalls, wie schon (pag. 1095 in der Anmerkung) erwähnt wurde, auch den früheren Autoren (P. van Beneden No. 3, Metschnikoff No. 32) als Untersuchungsobject gedient. Durch eigene Studien an einem recht vollständigen Material von Loligo vulgaris, sowie an Octopus vulgaris und Argonauta konnten wir die Ergebnisse der früheren Untersucher ergänzen, was nach verschiedener Richtung erwünscht schien.

A. Entwicklung durch Ausbreitung der Embryonalanlage über den grössten Theil des Eies mit nachheriger Ausbildung eines Dottersackes.

a. Loligo.

In der Gegend, wo die Furchung ihren Anfang nahm, also am animalen Pole des Eis, bildet sich infolge einer dort eintretenden Verdickung der Zellschichten eine Vorwulstung, welche der am höchsten gelegenen Stelle der Dorsalseite entspricht, wie eine Vergleichung mit den späteren Embryonalstadien erkennen lässt. Diese Wulstung wird bald zu einem umfangreichen Gebilde, welches bei der von Brooks untersuchten Loligo dem Embryo kappenförmig aufsitzt (Fig. 655 *A*), während es sich bei Loligo vulgaris in diesem Stadium noch weniger

deutlich auszeichnet. Diese Vorwulstung, welche sich später in dem an der Fig. 655 *A* bereits erkennbaren Umfang vom Embryo abhebt, wird als die Anlage des Mantels bezeichnet. Dies geschieht in dem Sinne, dass der kreisförmige Rand der kappenförmigen Bildung sich später in Form einer Falte am grössten Theil seines Umfangs von dem Embryonalkörper abhebt (Fig. 656 und 657 *ma*), und dass dadurch in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Mollusken der Mantel gebildet wird. Wie bereits erwähnt, entspricht die Lage der Vorwulstung der Dorsalseite und dementsprechend sieht man hier eine Bildung auftreten, welche mit der Schalendrüse der übrigen Mollusken zu vergleichen ist. Es ist dies eine Einsenkung des Ectoderms (Fig. 655 *B* und 656 *A*, *sd*), welche anfangs flach ist, später tiefer wird und sich nicht wieder ausgleicht, wie wir dies von anderen Mollusken (pag. 935, 981, 1007) bereits kennen lernten, sondern zu einer umfangreichen Tasche wird (Fig. 672 *sd*, pag. 1135), entsprechend der Thatsache, dass Loligo im Besitz einer inneren Schale ist[1]). Wie wir früher (pag. 1057) hörten, soll auch bei den mit innerer Schale versehenen Landpulmonaten aus der Schalendrüse eine ähnliche Schalentasche hervorgehen.

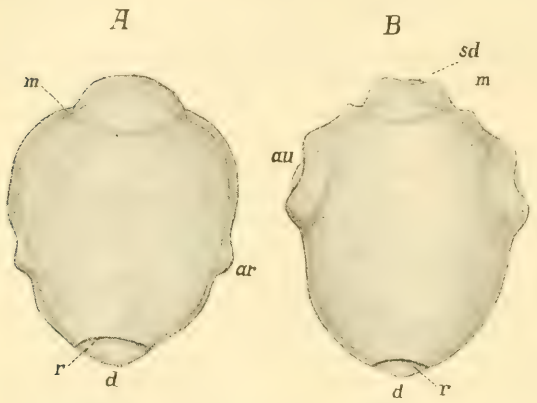


Fig. 655. *A* und *B* zwei frühe Entwicklungsstadien von Loligo pealii (nach Brooks).
ar Armanlage *au* Augenanlage, *d* Dotter, *m* Mantelanlage, *r* der bewimperte Rand des Blastoderms, *sd* Schalendrüse.

Mit der als Mantelanlage und Schalendrüse differenzirten Wulstung besitzen die ersten Andeutungen der Augen eine gewisse äussere Aehnlichkeit, da auch sie in Form von wulstigen Erhebungen entstehen, welche eine grubenförmige Einsenkung tragen (Fig. 655 *B*). Sie liegen zu beiden Seiten des Körpers unterhalb des Mantels (Fig. 656 *B*, *au*). Darunter ebenfalls als paarige, seitlich am Körper gelegene, aber weit weniger umfangreiche Erhebung tritt nach Brooks bei Loligo pealii die erste Andeutung der Arme auf (Fig. 655 *A*, *ar*). Für diese Form scheint besonders charakteristisch zu sein, dass sich die Anlage des Embryos auf einen sehr beträchtlichen Theil des Eis erstreckt, was bei anderen Formen weniger der Fall ist, wie aus einer Vergleichung der Figuren 655 *A* und 656 *B* hervorgeht.

Ueber die Orientirung des Cephalopodenkörpers. Es muss hier ein Wort über die von uns gewählte Aufstellung der Embryonen eingefügt werden, da sie nicht derjenigen entspricht, welche man den Cephalopoden für gewöhnlich zu geben pflegt, indem man sie mit Kopf und Armen nach oben gerichtet aufstellt. Wir orientiren die Embryonen in der durch die morphologische

[1]) Man vgl. hierzu die Ausführungen über die Bedeutung der inneren Schale (des Schulpes) der Cephalopoden pag. 1140.

Auffassung des Cephalopodenkörpers gebotenen Weise, indem wir die Ventralfläche so, wie es bei anderen Thierformen üblich ist, nach unten richten. Wenn man als Ventralfläche den zwischen Mund und After gelegenen Theil des Körpers betrachtet, so ergibt sich, dass der bei Weitem grösste Theil des Körpers als Rückenfläche anzusehen ist. Der im Gegensatz zum Kopf als Hinterende des Körpers erscheinende Abschnitt ist nach dieser zuerst von Leuckart (No. 31) vertretenen Auffassung als Gipfelpunkt der Rückenfläche anzusehen. Eigentlich müssten bei einer derartigen Annahme, welche die Ventralfläche in die Horizontale legt, die Embryonen in schiefer Richtung orientirt werden, doch wurde aus praktischen Gründen von einer solchen Orientirung Abstand genommen und der Kopf mit den Armen einfach nach unten gestellt. Den nach vorn gerichteten (aufsteigenden) Theil der Rückenfläche bezeichnen wir als anterodorsale, den nach hinten gerichteten (absteigenden Theil als posterodorsale Fläche. Der Medianschnitt eines älteren Embryos (Fig. 673 pag. 1136), welcher Mund und After trifft, dürfte diese Verhältnisse am besten verdeutlichen.

In den beiden bisher betrachteten Entwicklungsstadien von Loligo (Fig. 655 *A* und *B*) war die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm noch nicht vollendet, obwohl die Anlagen des Mantels (*m*), der Augen (*au*) und Andeutungen der Arme (*ar*) schon vorhanden waren. In einem etwas späteren Stadium erscheint der Dotter völlig vom Blastoderm umschlossen, und es treten nun vor Allem im Bereich der ventralen Fläche eine Anzahl von Neubildungen auf. Von diesen ist besonders die Mundöffnung zu erwähnen, welche als eine quergestellte ovale Grube etwas vor bezw. zwischen den Augenanlagen sichtbar wird und die ebenfalls wie die bereits genannten Anlagen sehr früh auftritt. Die Fig. 656 *B* lässt sie auf einem schon etwas späteren Stadium erkennen.

Vor der Mundöffnung tritt eine Wulstung auf (Fig. 656 *B*, *ar*), welche sich um den ganzen Embryo herumzieht und in einzelne Erhebungen getheilt erscheint. Diese letzteren sind die Anlagen der Arme. Dieselben treten demnach hier (bei Loligo vulgaris) in etwas anderer Weise auf, als dies Brooks von Loligo pealii angibt. Dort soll zuerst, und zwar sehr früh, nur eine Erhebung jederseits als Anlage der Arme vorhanden sein (Fig. 655 *A*, *ar*), die sich später in einzelne Arme theilt. Eine Andeutung der übrigen in Form jenes ringförmigen Wulstes wird nicht erwähnt. Uebrigens treten auch hier (bei Loligo vulgaris) die einzelnen Arme in deutlicherer Ausprägung erst nach einander auf, und zwar sind es die der Anlage des Trichters am nächsten gelegenen Armpaare, welche zuerst als knopfartige Gebilde erscheinen. Wenn dies geschieht, machen sich auch bereits die Anlagen verschiedener anderer Organe bemerkbar, von denen wir zunächst die paarigen unmittelbar vor dem Mantel (*m*) gelegenen Kiemenfalten erwähnen (Fig. 656 *C*, *k*). Davor und etwas lateral von ihnen gelegen tritt ein ziemlich langes Faltenpaar auf (*C*, *htf*), welches anfangs mit den Kiemenfalten etwa parallel läuft, dann sich nach hinten um den „Mantel" herumzieht, an dessen Rande es auch auf der entgegengesetzten Seite des Embryos (von der Mundseite gesehen, Fig. 656 *B*, *htf*) bemerkbar ist. Dieses schon sehr früh auftretende Faltenpaar trägt zur Bildung des Trichters bei, dessen hauptsächlichsten Theile aber aus einem etwas später entstehenden, weiter nach vorn gelegenen Faltenpaar (*C*, *vtf*) hervorgehen. Wir werden beide Faltenpaare als hintere und vordere Trichterfalten (*htf* und *vtf*) unterscheiden. Anfangs sind dieselben sehr flach, was im Stadium der Fig. 656 *C* z. B. noch für die vordere gilt, bald erheben sie sich

aber mehr und werden dann erst recht deutlich bemerkbar (Fig. 681 *tr*, pag. 1149). Zwischen den Vorderenden der beiden hinteren Falten tritt eine bogenförmige leichte Erhebung auf, durch welche die beiderseitigen Falten wie mit einander vereinigt erscheinen (*D*). Eine sehr schmale Erhebung der Oberfläche verbindet jetzt auch die vorderen Falten. Durch die letztere wird schon die in späteren Stadien (Fig. 657 und 658) eintretende völlige Vereinigung der beiderseitigen vorderen Trichterfalten eingeleitet.

Beim Auftreten der vorderen Trichterfalten erkennt man hinter denselben zwei bläschenförmige Einsenkungen der Oberfläche (Fig. 656 *C*,

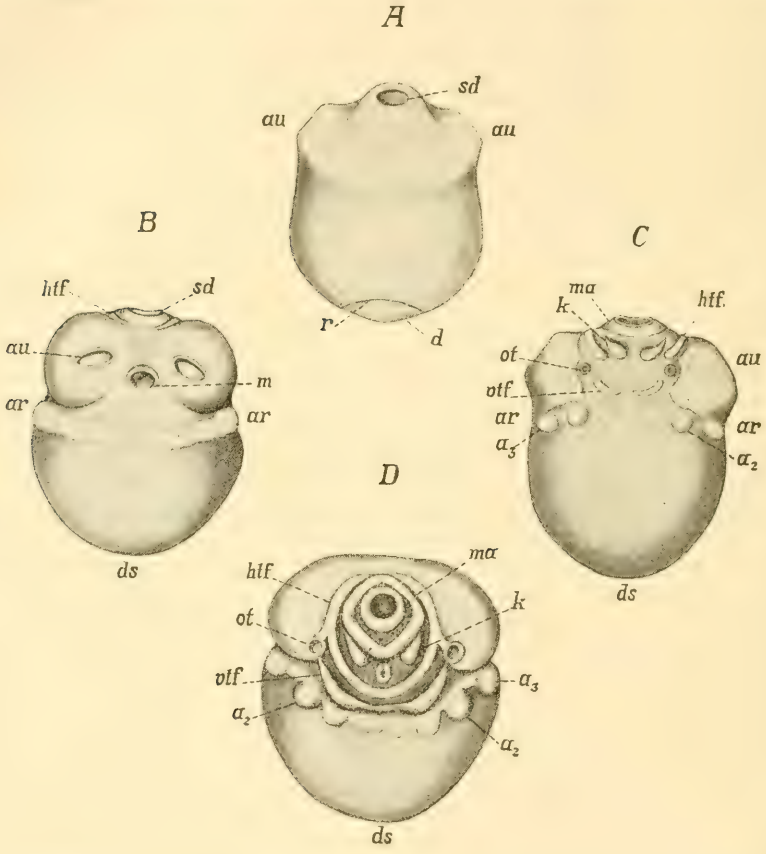


Fig. 656. *A—D* Verschiedene Stadien der Entwicklung von Loligo vulgaris (Original).

A frühes Stadium, an dem erst Augen und Schalendrüse angelegt sind, *B* von der Mundseite, *C* und *D* von der Afterseite. *D* ist schräg von oben gesehen und vom Dottersack ist in dieser Figur des besseren Verständnisses wegen eine etwas grössere Parthie gezeichnet, als bei dieser Ansicht sichtbar ist.

ar Anlagen der Arme, a_1—a_3 erstes bis drittes Armpaar, *au* Augenanlage, bezw. der Wulst, welche die Augengrube trägt, *d* Dotter, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemen, zwischen den beiden Kiemenhöckern die Afteranlage, *m* Mundöffnung, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *r* Rand des Blastoderms, *sd* Schalendrüse, *vtf* vordere Trichterfalte.

ot. Fig. 681 *A* pag. 1149), die Otocysten, welche beim Vorrücken der hinteren Trichterfalten nahe an diese zu liegen kommen (Fig. 656 *D* und 657 *A* und *B*). Sie liegen ausserdem in nächster Nähe der um-

fangreichen Vorwulstungen der Körpers, welche die Augengruben tragen. Diese bereits in früh embryonaler Zeit sehr ansehnlichen Hervorragungen (Fig. 656 *A*, 655 *B au*) werden immer mächtiger und verleihen dem Cephalopodenembryo in den bereits besprochenen, sowie besonders in den folgenden Stadien ein höchst charakteristisches Aussehen (Fig. 657 und 658). Nur ein Theil dieser mächtigen Vorragungen des Körpers liefert die Augen selbst, welche zunächst in Form einer Einsenkung an ihnen auftreten (Fig. 656 *B*). Diese schliesst sich später, worauf eine abermalige Einsenkung über der schon gebildeten (primären) Augenblase stattfindet und nach innen die Linse abgeschieden wird (man vgl. hierzu Fig. 682 und 683 pag. 1150).

Die bisher besprochenen Bildungsvorgänge vollziehen sich nur an einem beschränkten Theil des Eis, denn die Embryonalanlage, welche sich früher über einen grösseren Theil des Eis erstreckte (Fig. 655), hat sich mehr gegen den animalen Pol zurückgezogen. Dadurch kommt eine von jeglichen Organanlagen freie Parthie zu Stande, welche nur von Dottermasse gebildet und von einigen zelligen Häuten umschlossen wird (Fig. 673, pag. 1136). Dies ist der Dottersack, der in späteren Stadien noch weit deutlicher hervortritt, indem der Embryo sich durch eine Art Einschnürung gegen ihn absetzt (Fig. 657—659). Der Dottersack vermag sich zu contrahiren (Koelliker, Metschnikoff) und führt nach Ray-Lankester rhythmische Bewegungen aus, was jedenfalls dadurch möglich ist, dass seine Hülle nicht, wie man meist glaubte, nur aus einer ectodermalen und einer entodermalen Zellenlage (dem „Dotterepithel") besteht, sondern dass sich vielmehr zwischen beide eine Schicht mesodermaler Zellen einschiebt (Fig. 673), die offenbar contractile Elemente enthält. Diese Mesodermschicht, deren Vorhandensein wir ausser bei Loligo auch noch bei einer Anzahl anderer Cephalopoden (Sepia, Sepiola, Octopus, Argonauta) durch die Untersuchung von Schnitten feststellten, erscheint bei den Formen mit kleinerem Dottersack nur unbedeutend entwickelt, erlangt dagegen bei einem mächtigen Dottersack, wie ihn z. B. Sepia besitzt, eine stärkere Ausbildung, und man sieht hier lang gestreckte faserartige Zellen mehrfach über einander liegen.

Es scheint, dass durch die Contractionen des Dottersackes dessen Inhalt ins Innere des Embryos befördert wird. Die Verbindung des letzteren mit dem Dottersack ist derart, dass dieser bis tief in die Embryonalanlage hineinreicht (Fig. 672 und 673 pag. 1135). Man unterscheidet deshalb einen äusseren und einen inneren Dottersack, welch letzterer sich bis zum Mantel und in die Augenwülste hinein erstreckt. Er ist auch hier von dem „Dotterepithel" umschlossen und steht nicht, wie man vermuthen sollte, mit dem Darmkanal des Embryos in directer Communication, so dass also die Verwerthung der Dottersubstanz für den Embryo nur durch Vermittlung des Dotterepithels erfolgen kann. Durch die weite Erstreckung des Dottersackes in den Embryo ist die Berührungsfläche zwischen beiden eine sehr grosse und dadurch wird die Absorption des Dotters ohne directe Communication mit dem Darm und ohne Vermittelung besonderer Gefässe erklärlich. Der ganze Embryo (inclusive Dottersack) nimmt während der Entwicklung an Umfang zu, so dass spätere Stadien die früheren in der Grösse übertreffen.

Obwohl man durch die mächtige Entwicklung eines äusseren Dottersackes auf den ersten Blick an die bei den Wirbelthieren herrschenden Zustände erinnert wird, so liegen doch bei den Cephalopoden die Verhältnisse insofern anders, als der Dottersack, wie erwähnt, hier einer

directen Verbindung mit dem Darm entbehrt. Ausserdem scheinen dem Dottersack besondere Gefässe zu fehlen, wie schon erwähnt wurde, und er tritt dafür tief in den Embryonalkörper hinein. Uebrigens nimmt der Dottersack auch bei den Cephalopoden eine ventrale Lagerung ein, denn seine Lage am vorderen Körperende, umgeben von den Armen, ist nur eine scheinbare. In Wirklichkeit liegt er ventral (zwischen Mund und After) und eine Vergleichung der Fig. 656 *B* und *D* sowie Fig. 673 pag. 1036 lässt erkennen, dass der Mund an der einen (vorderen), der After an der entgegengesetzten (hinteren) Seite des Dottersackes gelegen ist.

Bezüglich der Entstehung des Mundes und Afters wurde von dem ersteren bereits weiter oben (pag. 1111) erwähnt, dass er schon in früh embryonaler Zeit zur Anlage kommt (Fig. 656 *B*). Erst später tritt der After auf, der sich inmitten einer leichten Erhebung (der Afterpapille) einsenkt (Fig. 656 *D*), und von welchem aus der hintere Theil des Darmes gegen den Mantel hin zieht, was sich auch äusserlich durch eine leichte Erhebung der Oberfläche zu erkennen gibt (Fig. 657 und 658).

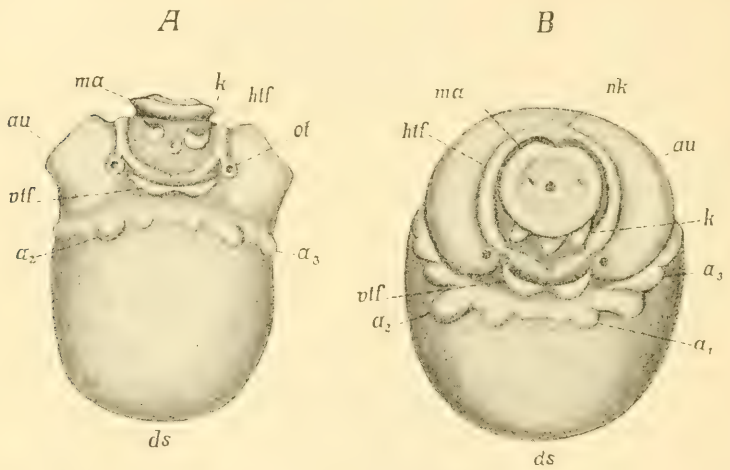


Fig. 657. *A* und *B* zwei Stadien aus der Entwicklung von Loligo vulgaris (Original).

A von der After- oder Trichterseite, *B* schräg von oben gesehen. Für *B* gilt Aehnliches wie für Fig. 656 *D*.

a_1—a_3 Erstes bis drittes Armpaar, *au* Augenwulst, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemen, *ma* Mantel (darauf als zwei Höcker die Anlagen der Flossen), *nk* Nackenknorpel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalte.

Man erkennt noch den Ringwulst, aus dem sich die Armanlagen erheben, zumal in *A*. In *B* gehört demselben das erst als längliche Erhebung angedeutete Armpaar (hinter a_3 gelegen) noch an. Die Trichterfalten (*vtf* und *htf*) stossen in der ventralen Mittellinie zusammen. Zwischen den beiden Kiemen (*k*) liegt die unpaare Afterpapille; auf dem Mantel die beiden höckerförmigen Flossenanlagen (vgl. 658 *fl*).

In der Gegend des Mundes, von dessen beiden Winkeln ausgehend, bis zur Augengrube, und vor dieser vorüberlaufend, zieht sich nach Brooks beim Embryo von Loligo pealii, welcher sich ungefähr auf einem Stadium zwischen Fig. 656 *B* und *C* befindet, je eine Reihe von Wimpern hin, welche Brooks mit dem Velum, d. h. dem präoralen Wimperkranz anderer Molluskenlarven vergleicht. Man müsste dann eine Parthie, welche ungefähr die Augen und die nur sehr beschränkte

zwischen denselben gelegene Gegend in sich fasst, als präoralen Theil des Körpers ansehen.

Von den Veränderungen, welche sich an der Dorsalseite des Embryos vollziehen, sind die Umgestaltungen des Mantels für seine äussere Form besonders massgebend. Die anfangs sehr weite Grube der Schalendrüse (Fig. 656 *sd*) verengert sich mit der Zeit, um in späteren Stadien nur noch in Form einer wenig umfangreichen Oeffnung sichtbar zu sein (Fig. 657 *B*) und endlich völlig zum Schluss zu gelangen. Die äussere Oeffnung der sich mehr und mehr vertiefenden Grube ist von einer Art Ringwall umgeben, da sich weiterhin die Oberfläche wieder etwas, aber nicht sehr beträchtlich einsenkt (Fig. 656 *D*). Die etwa rautenförmige Wulstung (*m*), welche diese flache Einsenkung umgibt, repräsentirt die Randparthie des Mantels, der sich nunmehr vom übrigen Körper abzuheben beginnt. In einem wenig späteren Stadium (Fig. 657 *A*) sieht man, wie die Mantelanlage durch Aufwulstung ihres Randes zur Sonderung gelangt. Jene umfangreiche Einsenkung in der Umgebung des Ringwalles gleicht sich wieder aus und rundet sich ab, wie der Umfang des Mantels selbst (Fig. 657 *B*). Auf ihr machen sich bereits zwei spitz zulaufende Höcker, die Anlagen der Flossen, geltend (Fig. 657 *A* und *B*).

Auch in der Umgebung des Mantels hat sich insofern an der Dorsalseite eine Veränderung vollzogen, als die hinteren Trichterfalten mehr gegen die Mittellinie vorgerückt sind und dort an einer Art Platte endigen, welche der Anlage des Nackenknorpels entspricht (Fig. 657 *B*). Damit geben sich die hinteren Trichterfalten bereits als die breiten Muskelbänder (die sogenannten Halsmuskel) zu erkennen, welche noch beim ausgebildeten Thier als seitliche Fortsetzungen des Trichters erscheinen. Sie ziehen nach dem Nackenknorpel hin und heften sich an diesen an.

Um gleich hier die weitere Ausbildung des Trichters zu betrachten, so ist dieselbe im Wesentlichen durch die Umgestaltung der seinen Haupttheil bildenden vorderen Falten bedingt. Diese, welche sich schon bald viel stärker als die hinteren Falten erheben, vereinigen sich in der ventralen Mittellinie (Fig. 656—657). Zuerst bilden sie zusammen nur eine leicht geschwungene Bogenlinie (Fig. 657 *A*), bald neigen sich aber ihre lateralen Enden mehr nach hinten (Fig. 657 *B*) und bei gleichzeitiger stärkerer Aufwulstung der Falten sieht man jetzt die spätere Gestalt des Trichters bereits angedeutet (Fig. 658 *A* und *B*). Dabei erfahren die hinteren Trichterfalten eine Modification ihrer Gestalt, indem sie jetzt an der Stelle, wo die vorderen Falten an sie anstossen, wie gegabelt erscheinen (Fig. 658 *A*). Dies kommt daher, dass an dieser Stelle eine neue gegen den Mantel hin fortschreitende Falte auftrat. Sie ist jedenfalls wie ein Theil der übrigen Faltungen ein Ausdruck starker Wucherungen des mesodermalen Gewebes und stellt einen Theil der Retractoren des Trichters (Musc. depressores infundibuli) dar.

Beim ausgebildeten Thier heften sich diese Muskeln seitlich an den Trichter an und ziehen theilweise weiter nach vorn, um ihre Endigung im Innern des Trichters und an dessen dorsaler Parthie zu finden. Vielleicht ist dies bereits beim Embryo (Fig. 657 und 658) durch den Verlauf der vorderen Falten angedeutet, doch konnten wir bisher über das Schicksal dieser erhabenen, an die hinteren Trichterfalten sich nach vorn anschliessenden Parthien noch keine genauere Untersuchung anstellen, so dass wir gewisse Vermuthungen über ihre Bedeutung zurückhalten.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass nicht nur eine Vereinigung der beiderseitigen vorderen Trichterfalten zu einem gemeinsamen Gebilde stattfindet, sondern dass auch die hinteren Falten mit den vorderen verschmelzen. An der Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Falten erscheinen die letzteren nunmehr als eine blosse Fortsetzung der ersteren nach hinten (Fig. 658 und 659). Durch diesen Vorgang und die gleichzeitig erfolgende Verbreiterung der vorderen Falten hat sich der Trichter schon sehr stark seiner definitiven Gestalt genähert (Fig. 659). Die beiden vorderen Falten legen sich bereits mit ihren freien Rändern an einander, doch verschmelzen diese noch nicht (Fig. 681 *tr*, und Fig. 683 ff., pag. 1149), und der Trichter steht somit auf einem Stadium, wie es bei Nautilus zeitlebens erhalten bleibt. Bei dieser uralten Cephalopodenform besteht der Trichter thatsächlich aus zwei Halbröhren, deren Ränder sich über einander legen.

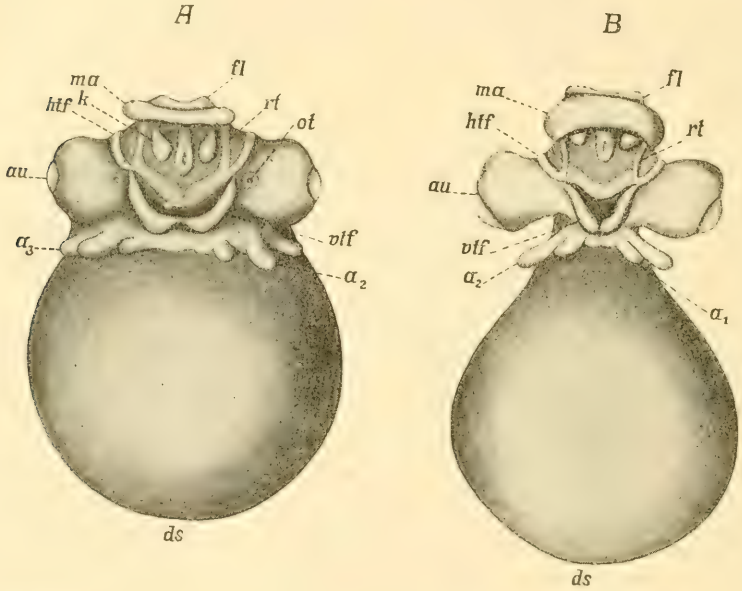


Fig. 658. *A* und *B* zwei Embryonen von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).

a_1—a_3 Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen ,*ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *vtf* vordere Trichterfalten. Zwischen den beiden Kiemen (*k*) die Afterpapille.

Mit der weiteren Entwicklung verschmelzen beide Halbrohre des Trichters in der Mittellinie (Fig. 660 *A*), doch bleibt dabei die Ausströmungsöffnung erhalten, welche in einem früheren Stadium (Fig. 659) bereits zu erkennen war. Damit ist die Bildung des Trichters der Hauptsache nach vollendet. Von den Seiten ziehen die hinteren Trichterfalten zum Nackenknorpel (Fig. 660 *A* und *B*, *hm*). Sie stellen die jetzt immer breiter werdenden sog. Halsmuskeln (Musculi collares) dar, welche zusammen mit den nach hinten, direct gegen den Mantel verlaufenden Retractoren (*rt*, Fig. 660 *A*) eine Art von seitlichen Kammern

bilden, die mit dem mittleren (eigentlichen) Trichterraum nicht communiciren. Im vorderen Theil des Trichters tritt an der dorsalen, d. h. an der dem Körper anliegenden Wand, nach Brooks als unpaare Falte, die Trichterklappe auf.

Während sich die geschilderten Veränderungen des Trichters vollzogen, hat auch der Mantel verschiedentliche Modificationen seiner Gestalt erfahren. Indem sich sein Rand mehr vorwulstet und vom Körper abhebt, sitzt der Mantel jetzt als ein mützenförmiges Gebilde dem Körperende auf (Fig. 658 *ma*). Durch Vorwachsen des nunmehr überhängenden Mantelrandes wird die Mantelhöhle gebildet, und in sie werden die Kiemen einbezogen, welche gegen früher ihre Gestalt nicht wesentlich geändert haben (Fig. 658 *k*). Die weitere Ausgestaltung des Mantels besteht hauptsächlich in einer Vergrösserung desselben (Fig. 658—661). Die Flossen am oberen Ende nehmen ebenfalls an Grösse zu. Die Augenwülste haben einen mächtigen Umfang erreicht. Es wurde bereits hervorgehoben, dass dadurch dem Embryo ein besonders charakteristisches Aussehen verliehen wird, was auch noch für spätere Stadien gilt (Fig. 660 *A* und *B*).

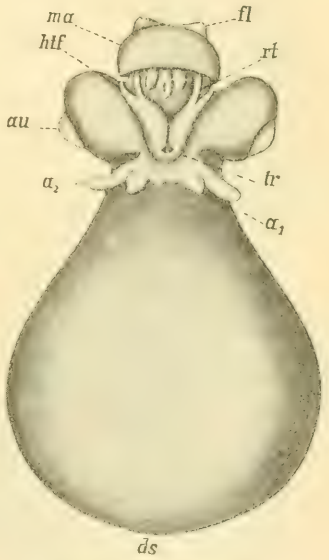


Fig. 659. Aelterer Embryo von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).

tr Trichter. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 658. Zum Theil unter dem überhängenden Mantelrand verborgen, liegen die Kiemen; zwischen ihnen die Afterpapille.

Die Entstehung der Arme wurde bisher nur in ihrem Anfangsstadium betrachtet (pag. 1111). Aus dem Ringwulst, welcher den ganzen Embryo an der Grenze zwischen Embryonalanlage und Dottersack umzieht (Fig. 656 *B*, *ar*), differenziren sich die einzelnen Erhebungen, welche die Arme darstellen, in der Weise, dass sie zunächst als längliche Wulstungen erscheinen, die bald eine knopfförmige Gestalt annehmen (Fig. 656 *B—D*). Zuerst werden die beiden dem Trichter am nächsten liegenden Armpaare deutlich, von denen aber das zweite Paar sich gegenüber dem ersten und den folgenden durch eine stärkere Entwicklung auszeichnet, die es auch später beibehält. Diesem Armpaar (den Fangarmen) folgt schon sehr bald ein drittes (Fig. 656 *C* und *D*). Wenn die drei ersten Paare schon deutlich als knopfförmige Erhebungen differenzirt sind, erscheinen die beiden anderen dem Mund zunächst gelegenen Paare noch als quere Wulstungen. Von ihnen wird dann zunächst das vierte, sodann das fünfte Paar deutlich[1]). Mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos wachsen die Arme in die Länge, und die

[1]) Wenn wir hier von einem 1. bis 5. Armpaar sprechen, so betrifft dies die Reihenfolge ihres Auftretens in der Embryonalentwicklung, nicht die hergebrachte und, so weit wir sehen können, durch keine gewichtigen Gründe gestützte Zählweise, wonach umgekehrt das am weitesten dorsal gelegene Armpaar als das erste, das am weitesten ventral gelegene als das vierte und das Paar der Fangarme besonders gezählt

Saugnäpfe treten an ihnen auf. Die Gestaltveränderung, welche der Embryo bei seinem Abheben vom Dotter erfährt, bedingen auch Lageveränderungen der Arme, welche von der Trichterseite mehr gegen die Mundseite hin verschoben werden (Fig. 657—660).

Bei Loligo pealii theilen sich die früher erwähnten Armanlagen (Fig. 655 *ar*) in drei Armpaare und erst wenn diese differenzirt sind, tritt das dem Trichter zunächst gelegene Armpaar auf (Brooks). Das fünfte Paar scheint erst sehr spät gebildet zu werden. Aehnlich sollen die Verhältnisse bei Grenacher's Cephalopodenembryo liegen (pag. 1126).

Von den Armen zeigt das zweite Paar, die Fangarme, ein besonders rasches Wachsthum. Sie lassen durch ihre starke Ausbildung das erste Armpaar und auch die anderen weit hinter sich zurück (Fig. 659—661); im Uebrigen ist aber keine Besonderheit in ihrer Anlage zu erkennen, soweit dies bei äusserer Untersuchung festzustellen war. Dies entspricht dem Verhalten, wie es andere, jedenfalls ursprünglichere Decapoden

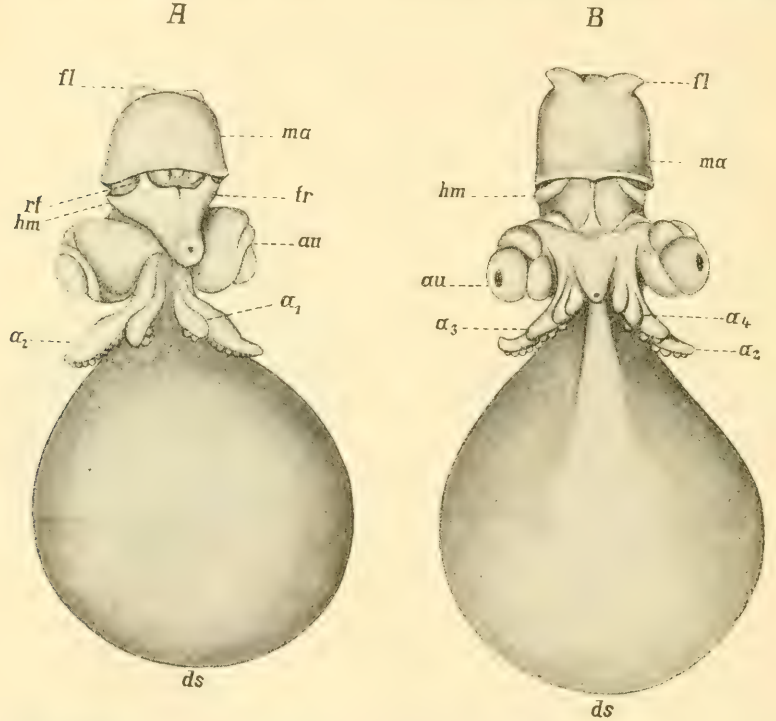


Fig. 660. *A* und *B* zwei ältere Embryonen von Loligo vulgaris, *A* von der Trichterseite, *B* von der Mundseite gesehen (Original).

a_1—a_4 Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *hm* Halsmuskel, *ma* Mantel, *rt* Retractor des Trichters (*tr*).

In *A* ragen unter dem Mantel die Kiemen und zwischen ihnen die Afterpapille vor.

(Ommastrephes) im ausgebildeten Zustande zeigen. Erst später beim ausschlüpfenden Embryo zeichnen sich die Fangarme dadurch aus, dass ihr basaler Theil von Saugnäpfen frei ist und in einer Vertiefung

wird; letzteres offenbar seiner abweichenden Ausbildung wegen, die ihm eine besondere Stellung zu verleihen schien.

steht. Während in jüngeren und auch noch in älteren Embryonalstadien (Fig. 660 *A* und *B*) fünf Armpaare leicht zu bemerken sind, bleibt das fünfte dann in der Ausbildung stark zurück, so dass es in späteren Stadien, z. B. in dem der Fig. 661, nur in Form zweier sehr kleiner Zäpfchen vorhanden und etwas schwierig zu erkennen ist. Dies Verhalten hatte wohl zu der Vermuthung geführt, dass beim Embryo nur vier Armpaare angelegt und das fünfte erst später gebildet würde.

Wie der Dottersack eine ventrale Lage (zwischen Mund und After) einnimmt, so muss auch den ihn umgebenden Armen eine solche zugeschrieben werden. Es geht dies zumal aus den jüngeren Stadien (Fig. 656 *B—D*) deutlich hervor, obwohl auch ältere Embryonen (Fig. 660 *A* und *B*) ähnliche Verhältnisse erkennen lassen. Der Mund liegt hier noch immer ausserhalb des Armkreises, wird aber bald in diesen hineinrücken (Fig. 660 *B*) oder besser, er wird von den dorsal vorrückenden Armen umwachsen. Dies geschieht gleichzeitig mit der nunmehr eintretenden Rückbildung des Dottersackes. Der Mund liegt dann schliesslich da, wo sich jetzt der Dottersack befindet, d. h. umgeben von den Armen, eine Lage, welche er bekanntlich auch beim ausgebildeten Thier besitzt.

Mit der eintretenden Reduction des Dottersackes, d. h. in den letzten Stadien der Entwicklung, nähert sich der Embryo immer mehr der Gestaltung des ausgebildeten Thieres (Fig. 661). Noch sind die Arme ziemlich klein, die Augen erinnern noch etwas an ihren früher so mächtigen Umfang, Trichter, Mantel, Kiemen und Analpapille nähern sich aber schon stark ihrer definitiven Gestaltung. Die Chromatophoren sind bereits gebildet, was dem Embryo ebenfalls schon ein charakteristisches, dem definitiven Zustand näheres Ansehen verleiht. Die Chromatophoren treten zuerst am Mantel und zwar an dessen hinterer (posterodorsalen) Seite auf und werden etwas später auch an den Armen und am Kopfe gefunden. Wenn der Embryo das Ei verlässt, ist der äussere Dottersack schon grösstentheils geschwunden.

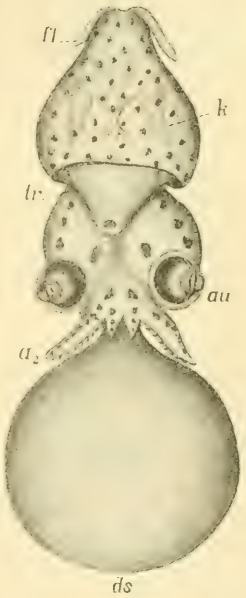


Fig. 661. Aelterer Embryo von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).

a_2 zweites Armpaar, dazwischen das erste Armpaar, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *k* Kiemen, dazwischen die Afterpapille, *tr* Trichter.

Der Embryo ist bereits mit Chromatophoren bedeckt.

b. Octopus.

Obwohl Octopus im System weit von Loligo entfernt steht, so verläuft die Entwicklung doch in sehr übereinstimmender Weise mit derjenigen der letzteren Form. Die Embryonalanlage erstreckt sich anfangs über einen grösseren Theil des Eies und zieht sich später wieder mehr nach dem animalen Pol zurück, ähnlich wie dies für Loligo dargestellt wurde. Sehr frühzeitig, wenn das Blastoderm den Dotter noch nicht umwachsen hat, erscheint als Einsenkung am animalen Pol die Schalendrüse. Es ist dies deshalb von besonderem Interesse, weil Octopus wie die übrigen achtarmigen Tintenfische (vielleicht mit Aus-

nahme von Cirroteuthis?) keine innere Schale besitzen. Die Schalendrüse hat also hier die Bedeutung eines rudimentären Organs. In etwas späteren Stadien, wenn die äusseren Organe zur Anlage kommen, erkennt man sie als deutliche Einsenkung inmitten der Mantelanlage, und auch später ist sie noch wahrzunehmen (Fig. 662 *A*). Nach Ray Lankester's Beobachtung soll sie schwinden, ohne zum Schluss gekommen zu sein.

Schon etwas früher als auf dem in Fig. 662 *A* dargestellten Stadium tritt am Mantel ein Paar kleiner Höcker auf, welche in Gestalt und Lage durchaus den bei Loligo beschriebenen Flossen gleichen (Fig. 657, pag. 1114); überhaupt ist das Bild, welches die Mantelanlage von Octopus in jüngeren Stadien bietet, derjenigen von Loligo ganz ähnlich. Die Höcker erhalten sich einige Zeit; in den Figuren 662 *A* und *B* sind sie zu erkennen, auch in späteren Stadien sind sie noch vorhanden, doch verlieren sie schliesslich an Umfang und schwinden am Ende ganz. Wir können diese Höcker für nichts Anderes als ein Paar rudimentärer Flossen ansehen, und betrachten sie als einen Hinweis darauf, dass die Octopoden ursprünglich Flossen trugen, wie die Decapoden. Dadurch erhält die an und für sich schon wahrscheinliche Auffassung eine weitere Stütze, welche die Octopoden für abgeleitete und die Decapoden für ursprüngliche Formen ansieht. Die Vermuthung über die Natur jener Höcker wird dadurch gestützt, dass bei einigen Octopoden noch im ausgebildeten Zustande Flossen vorkommen (Octopus membranaceus, Pinnoctopus, Cirroteuthis).

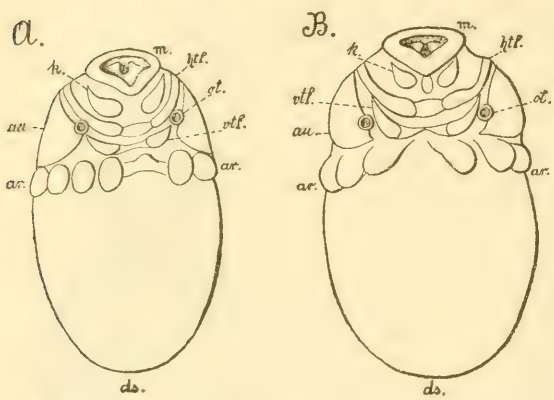


Fig. 662. *A* und *B* zwei Embryonen von Octopus vulgaris in verschiedenen Altersstadien, von der Trichterseite gesehen (Original).
ar Arme, *au* Augenwülste, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *m* Mantel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalten.

Sehr früh tritt die Mundöffnung bei Octopus auf, die sich bald zu einer halbmondförmigen, einen Wulst umgebenden Rinne gestaltet. Das Erscheinen der auf der ventralen Seite gelegenen Organanlagen erinnert ganz an die von Loligo geschilderten Verhältnisse und wird am besten durch einen Blick auf die Figuren 662 *A* und *B*, sowie durch deren Vergleichung mit den Abbildungen der Loligo-Embryonen Fig. 657 und 658 erläutert.

Von Wichtigkeit dürfte es sein, dass die Bildung des Trichters bei den Octopoden in der gleichen complicirten Weise verläuft, wie dies für Loligo geschildert wurde und wie es auch bei anderen Decapoden der Fall ist. Es tritt eine paarige hintere Trichterfalte auf, die sich im Laufe der Entwicklung mit einer ebenfalls paarigen vorderen Falte zur Bildung des Trichters und der Seitentheile desselben vereinigt (Fig. 662 und 663 *htf, vtf* und *rt*).

Auffällig ist bei einer Vergleichung der Entwicklung von Loligo und Octopus, dass einzelne Organe der letzten Form schon sehr früh auftreten,

ohne sich dann in entsprechend rascher Weise weiter zu entwickeln, so dass sie gegenüber später aufgetretenen Organen in der Ausbildung zurückstehen. Diese Erscheinung hat auch schon Brooks (No. 7) im Vergleich der von ihm untersuchten Form, Loligo pealii, mit Grenacher's Cephalopoden-Embryonen hervorgehoben. So werden bei Octopus die Arme zeitig angelegt und sind schon früher als in dem Fig. 662 *A* dargestellten Stadium vollzählig vorhanden, bilden sich aber dann nur langsam weiter aus. Bezüglich der Reihenfolge, in welcher die Arme auftreten, schien es uns, als ob sie dieselbe wie bei Loligo sei, d. h. von der Trichteranlage aus gegen den Mund hin fortschritte. Zwei Armpaare erscheinen als flache Wülste vor den Augenhöckern; zu ihnen gesellt sich schon sehr bald ein drittes und viertes Paar, von denen das letztere, d. h. das in der Nähe des Mundes und beim ausgebildeten Thier am meisten dorsal gelegene Paar immer das am schwächsten ausgeprägte ist. Uebrigens treten die Armpaare sehr rasch nach einander deutlich hervor, und wir möchten die obigen Angaben zunächst nur mit einer gewissen Reserve machen.

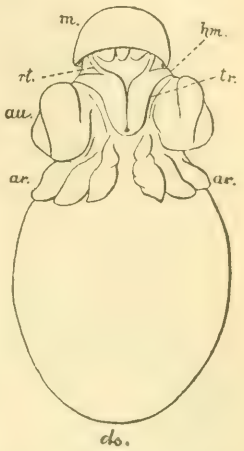


Fig. 663. Aelterer Embryo von Octopus, von der Trichterseite gesehen (Original).

ar Arme, *au* Augenwülste, *hm* Halsmuskel, *m* Mantel, *rt* Retractormuskel des Trichters (*tr*).

An der Entwicklung von Octopus interessirt uns besonders die Thatsache, dass der Dottersack gegenüber der mächtigen Entwicklung, welche er bei Loligo besitzt, schon etwas mehr zurücktritt, wie ein Vergleich der Figuren 662 und 663 mit den Fig. 658 und 659, pag. 1116 ohne Weiteres erkennen lässt. In früheren Stadien ist diese Differenz nicht so bedeutend. Später wird sie dagegen noch stärker. An und für sich würde diese verhältnissmässig geringe Differenz in der Entwicklung von Octopus kaum bemerkenswerth sein, wenn sie nicht den Uebergang zu denjenigen Formen bildete, welche eine noch schwächere Entwicklung des Dottersackes zeigen (Argonauta), bezw. bei denen derselbe fast gänzlich fehlt (Grenacher's Cephalopode).

c. Argonauta.

Auch die Entwicklung von Argonauta zeigt mit derjenigen der bisher betrachteten Formen eine grosse Uebereinstimmung. Von besonderem Interesse ist hier, dass eine Schalendrüse in frühen Embryonalstadien auftritt und längere Zeit erhalten bleibt, obwohl die definitive Schale nicht in ihr gebildet wird, sondern eine abweichende Entstehungsweise und Bedeutung hat, wie später gezeigt werden soll (pag. 1146). Die Schalendrüse soll sich, wie die von Octopus, allmählich wieder ausgleichen (Ray Lankester No. 29, Ussow No. 44, pag. 352) und die Schale der Argonauta wird nicht während des Embryonallebens, sondern erst später gebildet, wie schon Kölliker gegenüber anderslautenden Angaben hervorhob (No. 24, 1 und 9).

Die Embryonen von Argonauta besitzen in den verschiedenen Stadien grosse Aehnlichkeit bezüglich der Anlage der einzelnen Organe mit den schon früher betrachteten Cephalopoden (man vergleiche z. B.

das in Fig. 664 abgebildete spätere Stadium mit den ungefähr entsprechenden Altersstufen der Embryonen von Octopus und Loligo Fig. 663 und 659), nur bedingt der geringe Umfang des Dottersackes, wie es scheint, eine mehr gedrungene Form des Embryos.

Während die Embryonalanlage sich zuerst über einen grösseren Theil des Eies erstreckt, ähnlich wie bei Loligo, concentrirt sie sich später mehr, zieht sich nach dem animalen Pol zurück und hebt sich vom Dotter ab, so dass ein äusserer Dottersack zu Stande kommt, der aber bei Weitem nicht so voluminös ist als in den früher betrachteten Fällen (Fig. 664). Mit fortschreitender Entwicklung tritt er bald noch mehr zurück, und bei reifen Embryonen, welche dem Ei entschlüpfen, ist er spurlos verschwunden (Kölliker).

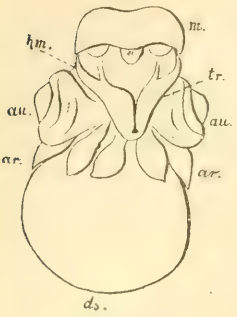


Fig. 664. Embryo von Argonauta argo mit noch nicht völlig ausgebildetem Trichter (Original).
ar Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *hm* Halsmuskel, *m* Mantel, *tr* Trichter.

Die Differenzen in Grösse und Körpergestalt, welche die beiden Geschlechter von Argonauta zeigen, kommen jedenfalls erst während des postembryonalen Lebens zum Ausdruck. An der Menge von Embryonen, welche wir untersuchten, konnten wir keine derartigen Differenzen wahrnehmen[1]). Das Gleiche gilt für den sehr auffällig gestalteten Hectocotylusarm der Männchen, welcher übrigens auch bei anderen Cephalopoden die ihm zukommende Differenzirung erst während deren allmählichem Heranwachsen zum geschlechtsreifen Thier erlangen. Reife Embryonen von Octopus, Loligo und Sepia lassen nichts davon erkennen, was übrigens nicht zu verwundern ist, da die Arme noch weit von ihrer völligen Ausbildung entfernt sind.

B. Entwicklung ohne eigentlichen Dottersack.

An die zuletzt besprochenen Formen schliesst sich am besten die Entwicklung des von Grenacher (No. 14) beobachteten Cephalopoden an, dessen Zugehörigkeit bisher nicht sicher erwiesen werden konnte. Wahrscheinlich gehört er aber der grösseren Abtheilung der Oigopsiden und unter diesen den Teuthiden zu; man glaubt, dass man es mit einer Ommastrephes ähnlichen Form zu thun habe (Steenstrup, No. 42 und Anmerkung pag. 1095). Die Eier sind im Gegensatz zu den bisher betrachteten Formen kugelig und zeichnen sich durch die purpurviolette Färbung des Dotters aus, der sonst gelblich gefärbt zu sein pflegt. Sie sind klein, etwa 1 mm im Durchmesser, also wohl noch weniger umfangreich als die von Argonauta. Dies ist ein auffälliger Umstand, da, nach der Masse des Laiches und der Anzahl der in ihm enthaltenen Eier (pag. 1095) zu urtheilen, der betreffende Cephalo-

[1]) Die Zahl der von einem Argonautaweibchen abgelegten Eier ist eine sehr grosse, so dass man in den in der Schale sich vorfindenden Eiertrauben eine bedeutende Menge von Embryonen zur Verfügung hat. Die uns vorliegenden Eier stammten von verschiedenen Weibchen, zeigten differente Entwicklungsstadien, und wenn wir auch keine völlig reifen Embryonen fanden, so dürfte aus den späten Stadien der oben gezogene Schluss doch mit Recht abzuleiten sein.

pode höchst wahrscheinlich ein grösseres Thier ist. Der geringere Umfang der Eier, bezw. die geringere Menge von Nahrungsdotter in denselben, bietet somit schon einen Hinweis auf den Entwicklungsmodus dieser Form, welcher durch das fast gänzliche Fehlen des äusseren Dottersackes gekennzeichnet ist.

Da man es in dem GRENACHER'schen Cephalopoden, wie es scheint, mit einer verhältnissmässig primitiveren Form zu thun hat, so lag die Vermuthung nahe, auch die geringe Dottermenge des Eies möchte als ursprüngliches Verhalten aufzufassen sein. So lange man die ersten Entwicklungsvorgänge nicht kennt, lässt sich darüber Bestimmtes nicht aussagen, aber im Ganzen besitzt die Entwicklung dieser Form, wie gezeigt werden soll, so grosse Uebereinstimmung mit den übrigen Cephalopoden, dass man eher an ein Zurücktreten des Dottersackes denken möchte, der im Uebrigen so wie das höchst dotterreiche Ei für die Cephalopoden charakteristisch ist. Wir möchten auch das frühe Erscheinen der sonst erst spät auftretenden Chromatophoren (vgl. weiter unten) für eine secundäre Erscheinung halten. Wenn auch die Oigopsiden unter den lebenden Cephalopoden (Nautilus und Spirula ausgenommen) recht ursprüngliche Formen darstellen, so erscheinen sie doch schon sehr abgeleitet, wenn wir die fossilen Cephalopoden in Betracht ziehen. Von ihnen bis zurück zu Formen mit gekammerter Schale ist ein weiter Weg, und doch besitzt schon Nautilus grosse dotterreiche Eier, wie die Untersuchung des Ovariums zeigte. (OWEN No. 33.)

Die erste Entwicklung scheint, soviel davon bekannt ist, in ähnlicher Weise zu verlaufen wie bei den übrigen Cephalopoden. Es wird ein Blastoderm gebildet, welches aber hier schon sehr früh den Dotter umwächst. Noch ehe deutliche Organanlagen am Blastoderm zu erkennen sind, ist es bereits bis nahe an den vegetativen Pol vorgewachsen und lässt nur noch einen geringen Theil des Dotters frei (Fig. 665). Der vorwachsende Rand des Blastoderms ist mit Wimpern besetzt, ohne dass diese Wimperung jedoch zu einer Rotation des Embryos führte. Die erste Andeutung einer Organanlage besteht darin, dass am animalen Pol sternförmige, roth pigmentirte Zellen auftreten, deren Zahl sich bald erheblich vermehrt (Fig. 665 *ch*). Es sind dies die Chromatophoren, welche also hier nicht, wie bei anderen Cephalopoden, erst gegen das Ende der Embryonalentwicklung (Fig. 661), sondern vielmehr ganz zu Anfang derselben gebildet werden; eine überraschende Erscheinung. Sie verbreiten sich bald über das ganze obere Drittheil der Keimhaut, und an dessen Grenze bildet sich nunmehr eine Ringfalte. Dadurch hebt sich die obere pigmentirte Parthie des Embryos als Anlage des Mantels von dem übrigen Körper ab, welcher Vorgang an der posterodorsalen Fläche, d. h. in der Nähe der späteren Aftergrube, beginnt und nach der anterodor-

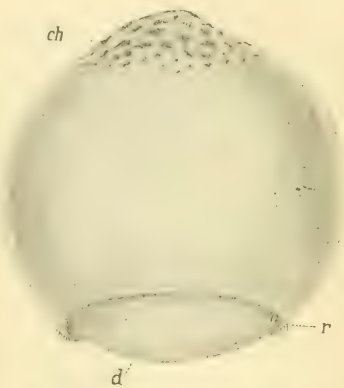


Fig. 665. Junger Embryo des Grenacherschen Cephalopoden im Stadium der Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm (nach GRENACHER).

ch Chromatophoren, *d* Dotter, *r* Rand des Blastoderms.

salen Fläche fortschreitet. Gleichzeitig mit diesen ersten Differenzirungsprozessen geht der anfangs kugelförmige Embryo in eine walzenförmige Gestalt über. Die Figuren 666 *A* und *B* lassen die Anlage des Mantels in späteren Stadien erkennen. Derselbe erscheint dicht mit Chromatophoren bedeckt.

Auffällig ist, dass von Grenacher nichts über das Vorhandensein einer Schalendrüse erwähnt wird, da den Oigopsiden für gewöhnlich eine innere Schale zukommt, und eine Schalendrüse sogar bei denjenigen Cephalopoden auftritt, welche der inneren Schale entbehren (Octopus, Argonauta). Ueberhaupt zeigt die Gegend des animalen Pols bei Grenacher's Cephalopodenembryo eine andere Beschaffenheit als wir es von den bisher betrachteten Cephalopoden kennen lernten, es müsste denn sein, dass die Zwischenstadien der unter ungünstigen Verhältnissen ausgeführten Beobachtung entgangen sind, was nicht unmöglich erscheint. Der Mantel erscheint am Ende abgerundet, und auch die bei Loligo so früh auftretenden Flossen bilden sich hier erst sehr spät aus.

Schon bei einer Loligo sahen wir die Arme unweit vom vegetativen Pol auftreten (Fig. 655 *A*, pag. 1110). Bei dem Grenacher'schen Embryo erscheinen die Anlagen der beiden ersten Armpaare als faltenartige Erhebungen direct am Rande des noch nicht völlig geschlossenen Blastoderms, also ganz in der Nähe des vegetativen Poles, so dass zu dieser Zeit und noch mehr in einem wenig späteren Stadium, wenn die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm vollendet ist, beinahe der gesammte Dotter mit Ausnahme eines kleinen Restes in die Embryonalanlage eingeschlossen ist. Später tritt aber auch hier ein ähnlicher Vorgang auf, wie er bereits von einigen anderen Cephalopoden beschrieben wurde, d. h. die Embryonalanlage zieht sich vom vegetativen Pol etwas zurück (Fig. 666 *A*), welche Erscheinung in jenen Fällen zur Bildung eines Dottersackes führte (Fig. 655 und 656, pag. 1110). Hier ist dieser Vorgang freilich nur in ganz unbedeutendem Maasse vorhanden und lässt deshalb nur eine blosse Andeutung des Dottersackes entstehen (Fig. 666 *A* und *B*, *ds*), der übrigens in späteren Stadien etwas deutlicher hervortritt (Fig. 667 *ds*). Gleichzeitig mit der Bildung dieser dem Dottersack anderer Cephalopoden entsprechenden Wulstung, und durch sie veranlasst, erfährt die noch vorhandene Oeffnung des Blastoderms eine Verlagerung, indem sie von dem vegetativen Pol mehr gegen die sogenannte Nackengegend hingedrängt wird. Hier bezeichnet ein etwas vor der schwindenden Blastodermöffnung gelegenes Wimperfeld (Fig. 666 *w*) noch längere Zeit diese Parthie. Hinter ihr tritt als eine Ectodermeinstülpung die Mundöffnung (*m*) auf.

Bei Betrachtung der Entwicklung von Loligo ist von einem in der Nähe des Mundes gelegenen Wimperfeld die Rede gewesen (pag. 1114). Es liegt nahe, bei der hier in der Mundgegend vorhandenen Bewimperung an diese Bildung zu denken, welche von Brooks mit dem Velum anderer Mollusken verglichen wurde. Eine solche Vergleichung ist jedoch hier nicht gestattet, da dieses Wimperfeld noch vor den Armen gelegen ist, wie aus Fig. 666 *A* und noch besser aus Grenacher's Abbildungen späterer Stadien hervorgeht. Die Bewimperung gehört also der Gegend des Dottersackes an und liegt somit ventral. Bei Loligo findet sie sich dagegen zwischen den Anlagen der Arme und Augen.

Auffällig könnte die Lage der Mundeinstülpung in der Nähe der früheren Blastodermöffnung erscheinen (Fig. 666 *A*), freilich ist diese Lagenbeziehung möglicher Weise eine mehr zufällige, bedingt durch die starke Reduction des Dottersackes. Es soll noch später darauf hingewiesen werden, dass wir geneigt sind, die geringe Entwicklung eines Dottersackes bei dem GRENACHER'schen Cephalopoden für eine secundäre Erscheinung zu halten.

Ungefähr zu der Zeit, wenn die Arme angelegt werden, tritt hinter denselben beiderseits am Embryo eine umfangreiche Wulstung, verbunden mit einer darauf befindlichen Einsenkung, auf, die Anlage der Augen (Fig. 666 *A*, *au*). Bald darauf wird auch der Trichter in Form zweier Faltenpaare angelegt. Die vorderen, leicht geschwungenen Falten erscheinen gegen einander geneigt (Fig. 666 *B*). Sie vereinigen sich später in der schon von Loligo beschriebenen Weise mit einander zur Bildung des Trichters (Fig. 667). Die hinteren Falten, welche anfangs von jenen getrennt in der Fortsetzung ihrer Längsrichtung liegen, ver-

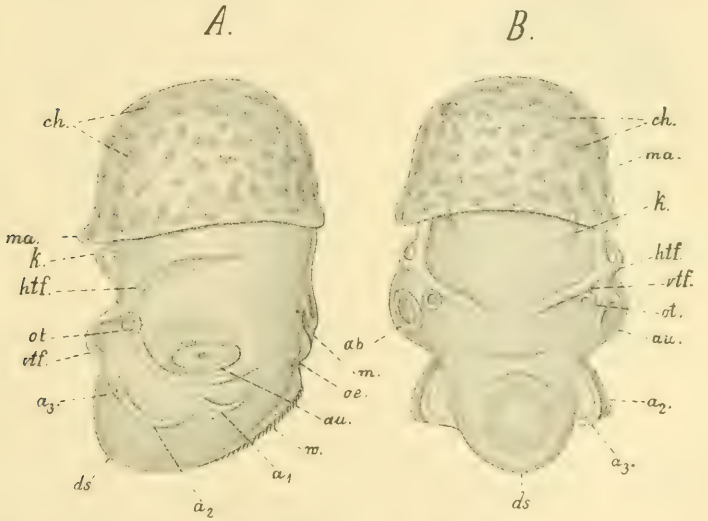


Fig. 666. *A* und *B* zwei Stadien von GRENACHER's Cephalopodenembryo. *A* von der Seite, *B* von der ventralen und posterodorsalen Fläche aus gesehen (nach GRENACHER).

a_1—a_3 Arme, *au* Augenanlage, *ab* Augenblase, *ch* Chromatophoren, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemenanlagen, *m* Mund, *ma* Mantel, *oe* Oeffnung des Blastoderms, *ot* Otocyste, *vtf* vordere Trichterfalte, *w* Wimperfeld.

schmelzen später mit ihnen und liefern jedenfalls die Seitentheile des Trichters, d. h. die sogenannten Halsmuskel (Fig. 666 *B* und 667). An den Verwachsungsstellen der vorderen und hinteren Falten geht ein Fortsatz nach innen, welcher den Herabzieher des Trichters entstehen lässt. Man sieht also auch hier wieder, dass die Bildungsweise des Trichters bei den verschiedenen Formen eine sehr übereinstimmende ist.

Bezüglich der Bildung der übrigen Organe, wie der Kiemen und des Enddarms, der Otolithenblasen und der Augen genügt es, auf die Figuren 666 und 667 zu verweisen, da diese Gebilde in ähnlicher Weise entstehen und weiter ausgebildet werden, wie dies früher von Loligo dargestellt wurde. Dagegen muss der Arme noch näher gedacht werden,

da sie nach Grenacher's Angabe in etwas anderer Reihenfolge auftreten, als dies bei Loligo vulgaris der Fall ist. Wie erwähnt, wurden in früher Zeit zwei Armpaare bemerkt, doch war es nicht ganz sicher, ob deren nicht bereits drei vorhanden sind, jedenfalls folgt das dritte schon sehr bald. Von den Armpaaren sollen nun die zuerst entstandenen den mehr dorsal gelegenen entsprechen. Daran schliesst sich ein drittes Paar, an dessen Basis ein viertes hervorsprosst, sich gewissermassen von diesem abspaltend. Ein fünftes Paar ist bei diesem Cephalopoden nicht beobachtet worden. Wahrscheinlich kommt es erst später zur Ausbildung.

Wenn Grenacher's Angaben zu Recht bestehen, so würden bei diesem Cephalopoden die Arme in der umgekehrten Reihenfolge hervortreten, als dies bei Loligo und auch Sepia der Fall ist. Gewisse Differenzen ergaben sich auch bei der von Brooks untersuchten Loligo (pag. 1118). Die Lösung dieses Widerspruches muss von einer nochmaligen Untersuchung, vielleicht auch von der verwandter Formen erwartet werden. Wir unterlassen eine Deutung der Arme jener Cephalopodenembryonen, obwohl die differente Grösse der Arme bei den Embryonen von Loligo in jüngeren Stadien (pag. 1117) zu einer solchen auffordern und möglicher Weise ein anderes Resultat bezüglich der Aufeinanderfolge der Arme auch bei den hier in Rede stehenden Embryonen ergeben könnte.

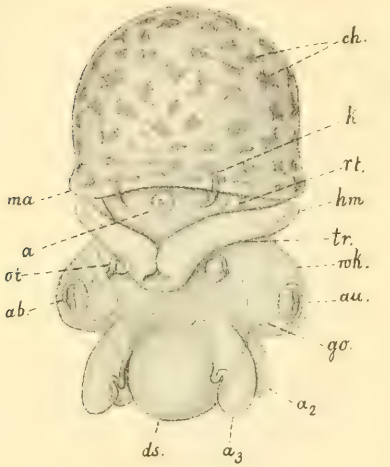


Fig. 667. Aelteres Stadium von Grenacher's Cephalopodenembryo, schräg von der Afterseite gesehen (nach Grenacher).

a After, a_2 und a_3 Anlagen des zweiten und dritten Armpaares; am letzteren die Ausbuchtung sichtbar, welche vielleicht zur Bildung des vierten Armpaares führt, *ab* Augenblase, *au* Augenanlage; *ch* Chromatophoren, *ds* Dottersack, *go* Ganglion opticum, *hm* Hals-(Kragen-)Muskel, Seitentheil des Trichters, *k* Kiemenanlagen, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *tr* Trichter, *wk* „weisser Körper".

Infolge der geringeren Dottermenge erreichen die Embryonen hier schon früh eine grössere Uebereinstimmung der äusseren Körpergestalt mit dem ausgebildeten Thier, als wir sie bei anderen Cephalopoden bemerken. So ist dies z. B. schon im Stadium der Fig. 667 weit mehr der Fall als bei den ungefähr entsprechenden Stadien von Loligo oder Sepia (Fig. 659 pag. 1117 und Fig. 669 *C*. pag. 1130). Durch weiteres Vorwachsen des Mantels, Auftreten der Flossen an demselben, sowie durch den Schluss des Trichters, welcher vom Mantel überwachsen und wie die Kiemen zum Theil in die Mantelhöhle einbezogen wird, nähert sich der Embryo immer mehr seiner definitiven Gestalt. Die auch bei diesem Cephalopodenembryo sehr umfangreichen Augen treten bei gleichzeitiger Ausbildung ihrer Innentheile im äusseren Umfang mehr zurück. Die Arme wachsen und bedecken sich mit Saugnäpfen. Der zwischen ihnen gelegene Wulst (äussere Dottersack) schwindet allmählich, und der innere Dottersack, welcher auch hier einen grossen Theil des Embryos erfüllt, wird allmählich, aber sehr langsam, resorbirt. Die Mundöffnung wandert in Folge dieser Wachsthums-

prozesse nach unten, um zwischen die Arme einzutreten und ihre definitive Lage am vorderen Körperende einzunehmen. Ungefähr in diesem Stadium durchbricht der Embryo die Eihüllen und nimmt erst während seines nunmehrigen pelagischen Lebens die definitive Gestaltung des ausgebildeten Thieres an.

C. Entwicklung durch Anlage des Embryos an einem beschränkten Theil des Eies mit gleichzeitiger Ausbildung eines umfangreichen Dottersackes.

Der hier zu behandelnde Typus der Cephalopodenentwicklung ist nur am Ei von Sepia studiert worden (Kölliker No. 24, Vialleton No. 48), doch mag er auch anderen besonders umfangreichen Cephalopodeneiern zukommen. Er wird bedingt durch den Dotterreichthum des Eies und charakterisirt sich dadurch, dass die Embryonalanlage auf einen kleinen kalottenförmigen Theil des Eies (die Keimscheibe) beschränkt bleibt, während der übrige Dotter nur von den schon erwähnten (ecto-, meso- und entodermalen) dünnen Zellhäuten umschlossen ist (pag. 1113). Gegenüber den bisher betrachteten Formen, bei denen sich die Embryonalanlage über einen beträchtlichen Theil des Eies erstreckt, ergibt sich daraus die Differenz, dass der Embryo auf einer nur wenig gewölbten Fläche angelegt wird (Fig. 668 *A* und *B*). Dadurch ist das Verständniss der Entwicklungsvorgänge etwas erschwert, doch lässt sich dasselbe leicht durch eine Vergleichung mit der Entwicklung der weniger dotterreichen Eier gewinnen.

Die erste Andeutung des Embryos an der Keimscheibe besteht darin, dass verschiedene Erhebungen und Wulstungen auf ihr erscheinen, welche bald in ihrer Gestalt und Anordnung eine bilaterale Symmetrie erkennen lassen. Höchst wahrscheinlich entspricht dieselbe der bilateralen Gestaltung, welche bereits während der Furchung an der Keimscheibe zu erkennen war (Fig. 649 pag. 1101 und ähnlich Fig. 650 von Loligo). Die anfangs sehr verschwommenen und undeutlichen Wulstungen der Oberfläche treten allmählich klarer hervor und geben sich als die Anlagen der einzelnen Organe zu erkennen, von welchen gleich anfangs eine in der Mitte der Keimscheibe gelegene kreisrunde Einsenkung deutlich wird. Dieselbe umgibt sich mit einem flachen Wall, welcher ungefähr die Form eines Pentagons mit abgerundeten Ecken hat (Fig. 668 *A*, *sd* und *ma*). Man hat hier die Anlagen der Schalendrüse und des Mantels vor sich, deren frühes Auftreten dem bereits geschilderten Verhalten anderer Cephalopoden entspricht.

Zwei breite Erhebungen, welche in einem früheren Stadium vor der Mantelanlage ziemlich die Hälfte der ganzen Keimscheibe einnehmen, bezeichnet man mit Kölliker als Kopflappen. Eine umfangreiche Grube, die auf ihnen erscheint, lässt sie als diejenigen Gebilde erkennen, welche wir bei anderen Cephalopoden als Augenwülste ansprachen, und welche wir auch bei ihnen sehr stark ausgebildet fanden. Die Fig. 668 *A* stellt sie bereits in einem etwas späteren Stadium dar (*kl*). An diesen Gebilden, welche hier auf einer nur wenig gebogenen Fläche angelegt sind, tritt besonders deutlich der abweichende Charakter der Sepienentwicklung hervor, denn sie erscheinen sonst als zwei mächtige, stark vorragende Wulstungen.

Den Abschluss der Keimscheibe auf der von den Augenwülsten entgegengesetzten Seite bildet eine schmale streifenförmige Erhebung, welche anfangs ungefähr die Form eines Halbkreises hat, sich aber bald um den grössten Theil der Keimscheibe erstreckt und nunmehr in Form eines nicht völlig geschlossenen Ringwulstes erscheint. Derselbe entspricht dem Ringwulst, welcher bei Loligo den ganzen Embryo umzieht (Fig. 656 *B*, *ar*, pag. 1112), und enthält, wie dort, die Anlage der Arme. Von diesen sieht man als rundliche Erhebungen zuerst die beiden ventralen Armpaare sich aus dem Ringwulst differenziren. Ihnen folgt sehr bald ein drittes Paar. Wenn diese drei Paare deutlich geworden sind, setzt sich der sie enthaltende Wulst nach den Seiten hin in einen schmalen Ausläufer fort. Aus ihm bildet sich dann später, indem er massiger wird, das vierte Armpaar hervor, welchem schliesslich das fünfte, das am weitesten dorsal gelegene, folgt (Fig. 668 *A*, a_1—a_5). Die Reihenfolge in der Entstehung der Arme ist somit bei Sepia dieselbe, wie sie früher (pag. 1117) von Loligo vulgaris dargestellt wurde[1]). Eine besondere Auszeichnung in der Anlage der Fangarme scheint auch hier nicht stattzufinden.

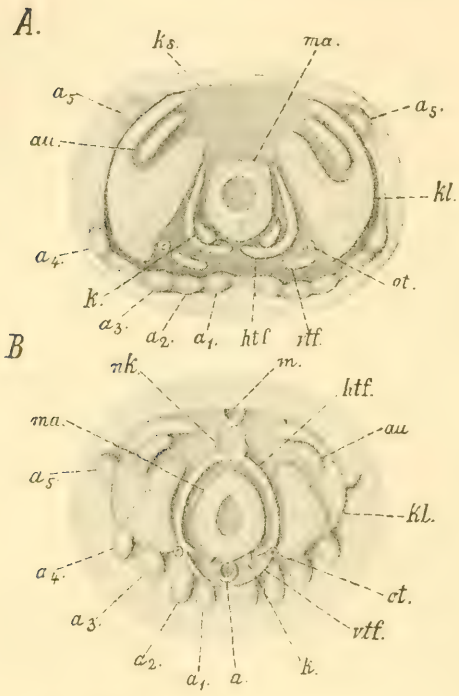


Fig. 668. *A* und *B* Keimscheiben mit jungen Embryonalanlagen von Sepia officinalis (nach Vialleton und Koelliker).

a After, a_1—a_5 erstes bis fünftes Armpaar, *au* Augenanlage, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *kl* Kopflappen, *ks* Keimscheibe, *m* Mundöffnung, *ma* Mantel, *nk* Nackenknorpel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalten.

Betrachten wir noch die übrige Gestaltung der Keimscheibe in einem so frühen Stadium (Fig. 668 *A*), so tritt uns in der Umgebung des Mantels ein Paar ziemlich langer, gebogener Falten entgegen, welche aus ihrer späteren Umgestaltung als die hinteren Trichterfalten zu erkennen sind. Zwischen ihnen und dem Mantel liegen zwei kommaförmige Erhebungen, die Kiemen. Auch die vorderen Trichterfalten (*vtf*) sind bereits in der Anlage vorhanden. In ihrer Nähe liegen die Otocysten, welche schon in frühem Stadium in Folge ihrer bei blosser äusserer Betrachtung ringförmig er-

[1]) Die Angaben über das Auftreten der Arme stützen sich auf eigene Beobachtungen. Da auch aus Untersuchungen von Koelliker und Vialleton das gleiche Verhalten zu entnehmen ist, so würden wir dies nicht besonders erwähnen, zumal nur wenige Sepia-Embryonen der betreffenden Stadien zur Untersuchung vorlagen, wenn nicht in anderen Fällen die Reihenfolge der Arme weniger klar oder in abweichender Weise dargestellt worden wäre.

scheinenden Gestaltung besonders auffallen (Fig. 668 *A*, *ot*). Es sind dieselben Gebilde, welche Koelliker seinerzeit für die Trichterknorpel hielt, wie schon Vialleton hervorgehoben hat.

Es ist in diesen wie auch in früheren Betrachtungen bei der ersten Anlage der äusseren Organe verschiedentlich von Falten (z. B. den Trichterfalten) die Rede gewesen, doch ist die Bezeichnung Falten nicht ganz gerechtfertigt, da es sich, wie Vialleton an Schnitten junger Sepia-Embryonen zeigt, bei den erwähnten und einigen noch zu beschreibenden Erhebungen der Oberfläche vorläufig nur um Verdickungen der oberflächlichen Zellschicht handelt, begleitet von einer schwachen Ausbiegung derselben, doch erheben sich diese Gebilde schon bald zu wirklichen Faltungen der Oberfläche. Dies tritt zumal bei der weiteren Ausbildung von Mantel und Trichter bereits in den nächsten Stadien hervor.

Während die besprochenen Organe zur Anlage gekommen sind, hat sich die Keimscheibe nur erst wenig über den Dotter verbreitet und nimmt nur einen geringen Theil desselben ein. Wie erwähnt, sitzt sie ihm kalottenförmig auf. Auch das Blastoderm hat den Dotter noch lange nicht umwachsen. Es erscheint in Form eines breiten Ringes unterhalb der Keimscheibe. Am übrigen Theil des Eies liegt der Dotter frei zu Tage. Die Keimscheibe wie auch das Blastoderm hat sich an der Oberfläche mit Wimpern bedeckt, die auch in späteren Stadien, wenn sich der Embryo bereits vom Dotter abhob (Fig. 669 *C*), noch immer vorhanden sind.

Ein weiteres Stadium der Sepia-Entwicklung (Fig. 668 *B*) zeigt zwar äusserlich noch einen ähnlichen Charakter wie die früher besprochenen, aber doch haben sich an ihm schon einige wesentliche Aenderungen vollzogen, und ausserdem treten die Organanlagen an ihm bereits weit deutlicher hervor. Der Mantel beginnt sich an seinem Rande von der Keimscheibe abzuheben und überdeckt bereits die Kiemen, von denen nur noch ein Theil unter dem Mantelrande vorragt (Fig. 668 *B*. *k*). Zwischen den Kiemen kommt der After zur Anlage (*a*). Eine Einsenkung von anfangs halbmondförmiger Gestalt zeigt sich an der entgegengesetzten Seite des Mantels ganz am Rande der Keimscheibe, die Mundöffnung (*m*).

Ausser diesen neu aufgetretenen Gebilden sind besonders die Veränderungen der Trichterfalten zu erwähnen. Dieselben haben sich vereinigt und lassen schon jetzt die Haupttheile des Trichters erkennen, nämlich die vorderen zum Hauptabschnitt des Trichters werdenden Falten (*vtf*), die nach hinten zum Nackenknorpel (*nk*) ziehenden Seitentheile (Halsmuskel *hm*) und endlich die gegen die Kiemen zu verlaufenden Retractorfalten (*rt*). Allerdings sind diese Theile hier noch weit weniger deutlich zu erkennen, als dies z. B. bei Loligo der Fall war (Fig. 657 *A* und *B*, pag. 1114). Trotzdem sind es dieselben Gebilde, welche man hier vor sich hat. Deutlicher tritt dagegen die Entstehung des Trichters aus zwei Hälften hervor. Daraus bildet sich der Trichter (ganz ähnlich wie für Loligo beschrieben) in der Weise heraus, dass sich die beiden vorderen Falten mehr erheben und, nachdem sie dadurch an Fläche gewonnen haben, sich gegen einander neigen und mit einander verschmelzen (Fig. 669 *C*). Der aus zwei Halbröhren entstandene Haupttheil des Trichters kommt dadurch vor den Mantel zu liegen; seine hintere weite Oeffnung ist diesem zugekehrt und öffnet sich in die Mantel-

höhle, wenn der Mantel erst den Trichter überwächst. Die enge vordere Oeffnung ist vom Mantel abgewendet.

Bei den ausgebildeten Cephalopoden ist die Ausfuhröffnung des Trichters gegen den Mund hin gerichtet, denn der Trichter liegt ja an der ventralen Fläche zwischen After- und Mundöffnung (Fig. 660 und 661 pag. 1118). Bei den früheren Stadien der Embryonen von Sepia sind diese Verhältnisse nicht ohne Weiteres zu erkennen, weil sich durch das Einschieben der Dottermasse und die flächenhafte Ausbreitung des Keimes auf ihr scheinbar abweichende Zustände ergeben. Der Trichter erscheint nicht mit der Ausfuhröffnung nach dem Mund zu gerichtet, sondern vielmehr von diesem abgewendet (Fig. 668 *B*). Ein Vergleich mit den Embryonen von Loligo ergibt jedoch, dass wir hier ganz dieselben Verhältnisse vor uns haben wie dort. Denkt man sich einen Loligoembryo, etwa den schräg von oben gesehenen Embryo der Fig. 657 *B* (pag. 1114) in der Ebene ausgebreitet, so würde auch bei ihm die vordere Mündung des Trichters von der jenseits des Mantels gelegenen Mundöffnung abgewendet sein, und man würde etwa ein solches Bild erhalten, wie es Fig. 668 *B* zeigt, abgesehen von den dem Loligoembryo zukommenden Modificationen.

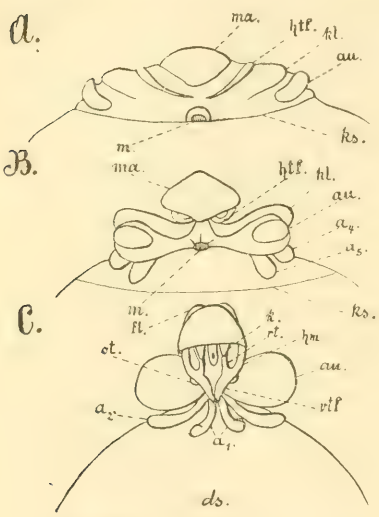


Fig. 669. *A—C* Keimscheibe und Embryonen von Sepia officinalis, dem Dottersack aufliegend. *A* und *B* von der Mundseite, *C* von der Afterseite gesehen (nach Koelliker).

a_1—a_5 Arme, *au* Augen bezw. Augenwülste, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *hm* Halsmuskel, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *kl* Kopflappen, *ks* Keimscheibe, *m* Mund, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *vtf* vordere Trichterfalten.

Die weitere Entwicklung des Embryos von Sepia ist dadurch charakterisirt, dass derselbe seine flächenhafte Ausbreitung aufgibt und sich vom Dottersack erhebt, wobei der Dotter in das Innere der sich emporwölbenden Embryonalanlage eindringt und so einen inneren Dottersack bildet, wie er bereits von Loligo beschrieben wurde. Die Erhebung des Embryos vom Dotter findet ganz allmählich statt und betrifft die einzelnen Organe in ziemlich gleichem Grade. Die Figuren 669 *A—C* stellen einige Stadien dieses Vorgangs dar. Die beiden ersten zeigen den Embryo von der Seite des Mundes her. Die hinteren Trichterfalten (*htf*) liegen anfangs noch ziemlich weit vom Mantel entfernt, werden aber bald von diesem überragt, indem er sich mehr nach den Seiten ausbreitet. Dabei krümmt sich der Mantel und nähert sich hierdurch schon mehr seiner definitiven Gestaltung. Der fortschreitenden Erhebung des Embryos folgen auch die Kopflappen und Augen, welche Parthie wie bei Loligo zu dieser Zeit und noch später den umfangreichsten Theil des Embryos bildet (Fig. 669 *B*). Eine Ansicht des in etwas späterem Stadium befindlichen Embryos von der Afterseite aus (Fig. 669 *C*) zeigt, wie derselbe jetzt in seiner äusseren Gestaltung bereits eine grosse Uebereinstimmung mit den Embryonen von Loligo, etwa mit dem in Fig. 659, pag. 1117 abgebildeten

Stadium, gewonnen hat. Die Kiemen sind noch nicht völlig vom Mantel überwachsen; die Vereinigung der beiden vorderen Trichterfalten ist zwar erfolgt, hat aber noch nicht bis zur Verschmelzung beider Falten in der Mediane geführt. Am Mantel sind die Flossen sichtbar, welche anscheinend bei Sepia erst spät auftreten. Der Mund liegt an der entgegengesetzten Seite und seine Stellung ist auf dem späteren Stadium der Fig. 670 zu erkennen. Der Dottersack hat noch immer einen mächtigen Umfang und steht in directer Verbindung mit der inneren Dottermasse. Zugleich mit der allmählichen Absorbirung des Dottersackes tritt der umfangreiche Kopftheil des Embryos mehr zurück, und dieser kommt der definitiven Gestaltung des Tintenfisches immer näher. Wenn der Embryo reif zum Ausschlüpfen ist, erscheint der äussere Dottersack grösstentheils resorbirt. Erst nach der völligen Rückbildung desselben können die Arme ihre definitive Lagerung in der Umgebung des Mundes einnehmen. Zur Zeit des Ausschlüpfens sind sie noch ziemlich kurz und erreichen erst während des freien Lebens ihre völlige Länge. Die Fangarme, welche sich auch bei Sepia in der Anlage nicht besonders auszeichnen (Fig. 668 und 669), treten in den späteren Stadien nicht nur durch ihre Länge (Fig. 670 a_2), sondern auch dadurch gegenüber den anderen Armen hervor, dass sie an der Basis in die Tiefe versenkt werden. Die dadurch entstandene Tasche tritt bei den älteren Embryonen auch äusserlich in Form einer hufeisenförmigen über dem ersten Armpaare gelegenen Falte hervor.

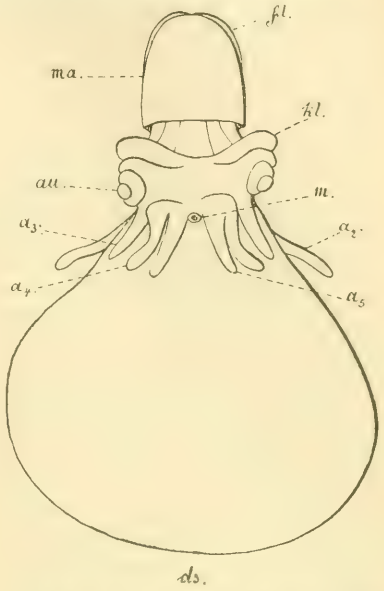


Fig. 670. Aelterer Embryo von Sepia officinalis, von der Mundseite gesehen (nach Koelliker). Der Dottersack dürfte jedenfalls in der Nähe des Embryos weniger breit sein.
Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 669.

4. Die weitere Differenzirung der Keimblätter und die Bildung der Organe.

A. Die Sonderung der Keimblätter sowie die Bildung des Dotterepithels und Darmkanals.

Erst nachdem die Gestaltung des äusseren Körpers zur Kenntniss gebracht wurde, ist es möglich, auf die weitere Ausbildung der Keimblätter einzugehen. Die Keimblätter kommen bei den Cephalopoden erst sehr spät zur Ausbildung, oder, besser gesagt, sie treten hier überhaupt nicht in so deutlicher Weise auf, wie dies von anderen Abtheilungen der Mollusken bekannt ist. Wie schon bemerkt, hat offenbar auch nach dieser Richtung die massige Anhäufung von Dotter im Embryo die Entwicklungsvorgänge wesentlich modificirt.

Wir brachen die Schilderung der Körperschichten mit den Stadien ab, als sich am Rande der Keimscheibe, welche erst einen geringen Theil des Eies bedeckte, ein peripherer Verdickungsring gebildet hatte (Fig. 652, pag. 1105 und 671 *A*) und Zellen sich vom Rande ablösten, welche nach der von Vialleton vertretenen Auffassung unter die oberflächliche Zellschicht wanderten (Fig. 654 pag. 1107), um hier eine zusammenhängende Lage entstehen zu lassen. Diese untere Zellschicht verbreitete sich sodann um den ganzen Dotter und bildet das Dotterepithel. Zugleich mit ihr umwuchs auch eine oberflächliche Zellenschicht den Dotter und eine mittlere Schicht folgte[1]), so dass der Dotter nunmehr von drei Zellhäuten umgeben war. Dotterzellen sind bei den Cephalopoden nicht vorhanden, so dass also bei ihnen der Dotter eine noch grössere Selbstständigkeit gewinnt, als dies bei den ebenfalls sehr dotterreichen Eiern der meisten Arthropoden und Wirbelthiere der Fall ist.

Ueber die Bedeutung der jetzt vorhandenen Zellschichten gibt erst ihre weitere Differenzirung Aufschluss. Betrachten wir zuerst das Schicksal der inneren Schicht, des sogenannten Dotterepithels.

Das **Dotterepithel** wird von umfangreichen, aber flachen Zellen gebildet, welche da eine Anschwellung zeigen, wo der Kern liegt. Diese Zellschicht hat keine andere Bedeutung, als die Umhüllung des Dotters zu liefern und seine Verwerthung für den Embryo zu vermitteln. Man sieht sie auch in späteren Stadien noch in derselben Verfassung wie früher den Dotter umgeben. Dieser findet sich, wenn wir vor Allem an die dotterreichen, typischen Formen der Cephalopodenentwicklung denken, hauptsächlich in dem äusseren Dottersack angehäuft. Letzterer geht direct in diejenige Dottermasse über, welche innerhalb des nunmehr zur Ausbildung gekommenen Embryos gelegen ist (Fig. 672); später bildet sich in Folge der Wachsthumsvorgänge am Embryo in der Gegend der Arme eine Einschnürung (Fig. 660 pag. 1118), und hier entsteht nun ein ziemlich schmaler Gang, welcher den äusseren mit dem inneren Dottersack verbindet (Fig. 673 *a*, *ds* und *i*, *ds*). An diesem letzteren unterscheidet man wieder verschiedene Abtheilungen, je nachdem sie im Kopf-, Mantel- oder Halstheil des Embryos gelegen sind. Die im Kopf gelegene Abtheilung schickt zwei wulstige Ausbuchtungen in die Augenstiele, der Halstheil verschmälert sich später und führt zu der voluminösen Dottermasse des Manteltheiles hin. Die Aufnahme des Dotters durch den Embryo geht wohl nur so vor sich, dass der äussere Dottersack seinen Inhalt an den inneren Dottersack abgibt, theils in Folge der rhythmischen Contractionen seiner Wandung, theils in Folge von Wachsthumsprozessen des Embryos selbst, sowie dadurch, dass vom inneren Dottersack aus durch Vermittelung des Dotterepithels die Nährmasse dem Embryo zugeführt wird. Da unseres Wissens Gefässe am äusseren Dottersack nicht vorhanden sind, so lässt sich sein Verschwinden auf andere Weise nicht wohl erklären.

Es wurde schon oben hervorgehoben, dass das Dotterepithel eine geschlossene einschichtige Zellenlage darstellt, welche sich rings um den ganzen Dotter erstreckt. In Folge seiner engen Verbindung mit dem Dotter muss man das Dotterepithel sicher dem inneren Blatt des Cephalopodenkeimes zurechnen. Es frägt sich nun, wie es sich zu dem **definitiven Entoderm** verhält. Dieses letztere macht sich zuerst in folgender Weise bemerkbar:

[1]) Man vgl. hierzu auch pag. 1107 ff.

Etwa zu der Zeit, wenn äusserlich am Embryo die ersten Organanlagen auftreten, macht sich an der Ventralseite, dem Dotter anliegend, eine zuerst nur aus wenigen Zellen bestehende Epithelplatte bemerkbar, die erste Andeutung des **Mitteldarms**. Dieselbe wird dann bald etwas umfangreicher (Fig. 671 *D*, *md*) und hebt sich schliesslich vom Dotter ab, so dass sie jetzt säckchenförmig erscheint (Fig. 672 *A*, *md*). Unter ihr sieht man nun das Dotterepithel (*de*) hinziehen, welches in früheren Stadien hier vermisst wurde Korschelt (No. 25).

Die säckchenförmige Mitteldarmanlage kannte man schon früher, und es war bezüglich ihrer die recht wahrscheinliche Vermuthung geäussert worden, sie möge mit dem Dotterepithel in Verbindung stehen und so gewissermassen als eine Ausstülpung des letzteren erscheinen (Ray Lankester, Vialleton, Bruce). Beide zusammen würden das Entoderm repräsentiren und zwar so, dass jenes Säckchen als das definitive und das Dotterepithel als ein provisorischer Theil des Entoderms anzusehen wäre. Andererseits liess man aber auch das Säckchen durch blosse Differenzirung der untersten Zellenlage der mittleren Schicht, des sogenannten „Mesoderms“ entstehen (Bobretzky). Thatsächlich scheinen

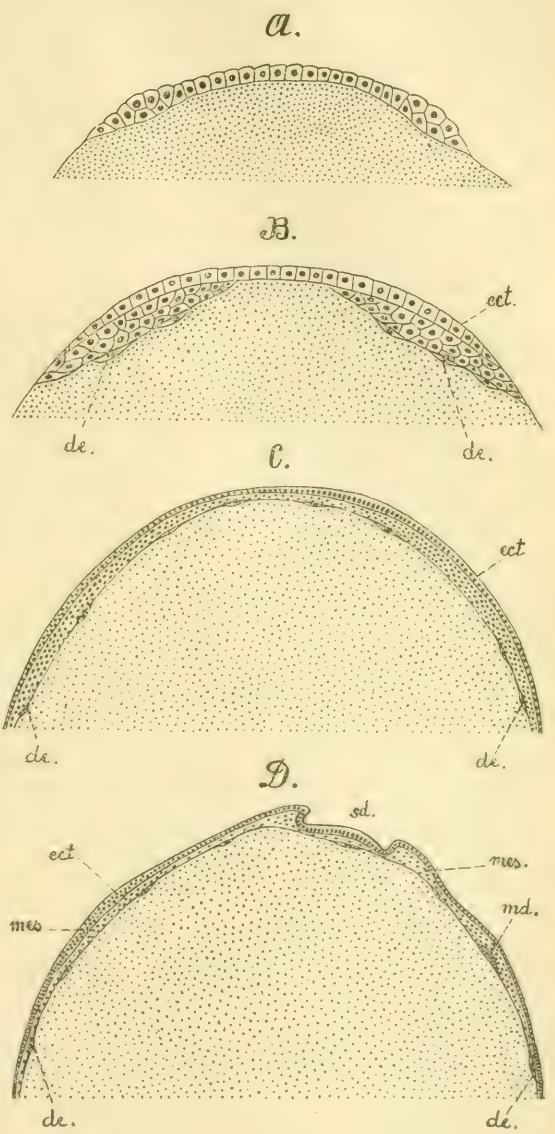


Fig. 671. *A*—*D* schematische Darstellung der Keimblätterbildung. *A* Verdickung des Keimscheibenrandes, *B* und *C* Differenzirung des Dotterepithels. Weitere Ausbreitung der Keimscheibe über den Dotter. *D* Differenzirung der Mitteldarmanlage und des Mesoderms.
de Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *md* Mitteldarmanlage, *mes* Mesoderm.
Bei *ect* (in Fig. *D*) die Anlage des Cerebralganglions.

im Stadium der vorher beschriebenen, als erste Andeutung des Mitteldarms entstehenden Epithelplatte unter derselben sowie auch in ihrer nächsten Umgebung keine Dotterepithelzellen vorhanden zu sein, und die Annahme liegt nahe, dass sowohl die Dotterepithelzellen ebenso wie die Mitteldarmplatte als Differenzirung einer Zellenmasse entstanden sind, welche sich vom Rande der Keimscheibe gegen deren Mitte vorschob.

Die letztere Auffassung erscheint deshalb nicht unberechtigt, weil die Unterscheidung, ob ein Vordringen der Dotterepithelzellen unter die Keimscheibe (Fig. 654 pag. 1107) oder eine Differenzirung dieser Zellen aus der ganzen Zellenmasse stattfindet, sehr schwierig ist. Thatsächlich ähneln die dem Dotter direct anliegenden Zellen denen der Mittelschicht sehr stark.

Diese Fragen sind von Bedeutung, weil sie die Art und Weise der **Keimblätterbildung** bestimmen. Die letztere dürfte so aufzufassen sein, dass jene vom Rande gegen die Mitte der Keimscheibe vordringende Zellmasse (Fig. 671 *A* und *B*) das Meso-Entoderm repräsentirt. Der ganze Vorgang ist dann als eine allerdings recht modificirte Invagination anzusehen. Der Rand der Keimscheibe entspricht dem Blastoporus, der von dem mächtigen Dotterpfropf erfüllt ist. Die Dottermasse füllt auch die ganze Urdarmhöhle aus und ergänzt die noch vorhandene Lücke im Urdarm selbst (Fig. 671 *B*).

Wir haben bei den früher betrachteten Mollusken, besonders den Gastropoden Beziehungen des Mundes zum Blastoporus kennen gelernt. Bei dem GRENACHER'schen Cephalopodenembryo sahen wir, dass die Mundöffnung in der Nähe der sich erst sehr spät schliessenden Blastodermöffnung entsteht (pag. 1125). Da wir letztere für den Blastoporus halten, könnten sich also vielleicht auch hier Beziehungen zwischen diesem und dem Munde ergeben.

Später differenzirt sich, so wie beschrieben wurde, die unterste, dem Dotter anliegende Zellschicht und liefert das provisorische und definitive Entoderm, d. h. das Dotterepithel und die Mitteldarmplatte (Fig. 671 *C* und *D*, *de* und *md*). Das zwischen beiden und dem Ectoderm übrig bleibende Zellenmaterial entspricht dem Mesoderm, dessen Entstehung ebenso wie diejenige des Entoderms von dem ausserordentlich bedeutenden Dotterreichthum des Eies stark beeinflusst ist. Die Keimscheibe hatte sich während dieser Vorgänge schon weit über das Ei ausgedehnt (Fig. 671 *C* und *D*).

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass die Keimblätterbildung der Cephalopoden gegenüber derjenigen anderer Mollusken stark modificirt ist, und doch möchten sich Ueberleitungen in den dotterreichen Eiern mancher Gastropoden, z. B. von Nassa (Fig. 635 pag. 1075), finden, obwohl dort die Modificationen, welche die Keimblätterbildung erfuhr, bei Weitem nicht so starke sind. Immerhin sahen wir auch dort schon das Entoderm in unvollkommen zusammenhängender Weise gebildet und die Mitteldarmanlage gegen den Dotter hin offen (Fig. 633—635, pag. 1073), ähnlich wie es bei den Cephalopoden der Fall ist, nur dass bei letzteren der Dotter noch von jener dünnen Epithelschicht überzogen wird.

Die Ausbildung des Darmkanals erfolgt nun in der Weise, dass sich das Mitteldarmsäckchen (Fig. 672 *A*, *md*) vergrössert und sich bald in zwei Theile gliedert, wie dies Fig. 672 *C* von einem späteren Stadium darstellt. Der untere, sackförmig erscheinende Theil (*tb*) stellt die Anlage des Tintenbeutels dar, der obere, gegen das Dotterepithel hin offene (*md*) repräsentirt den eigentlichen Mitteldarm. Wo er an das Ectoderm stösst

(*a*), bildet sich später durch Verschmelzung mit letzterem der After. Es findet sich hier nur eine unbedeutende Einsenkung des Ectoderms. Ein ectodermaler Enddarm von irgend welchem erheblichen Umfang ist also nicht vorhanden, was schon daraus hervorgeht, dass der dem Entoderm entstammende Tintenbeutel beim ausgebildeten Thier ganz in der Nähe des Afters in den Enddarm mündet.

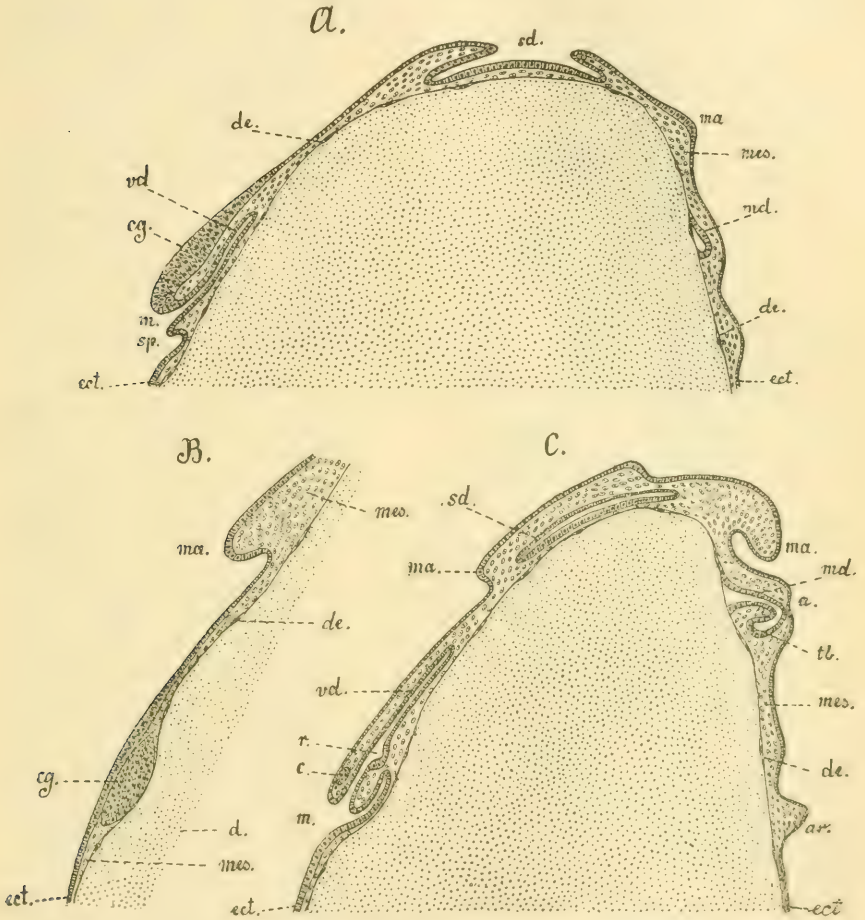


Fig. 672. *A—C* Sagittalschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien, von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).

Der Schnitt der Fig. *B* ist neben dem Munde geführt.

a Gegend des Afters, *ar* Armanlage, *c* Cerebralcommissur, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *m* Mund, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm (schematisch angedeutet), *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *vd* Vorderdarm.

Der Mitteldarm wächst gegen den Gipfel des Dottersackes hinauf. In späteren Stadien ist dies noch mehr der Fall. Er strebt, sich mit der von der anderen Seite des Dottersackes herkommenden Anlage des Vorderdarmes zu vereinigen. Dieser entstand als Ectodermeinsenkung

an der gegenüberliegenden Seite des Blastoderms und weiter unten, d. h. mehr nach vorn.

Ueber die Lage von Mund und After wurde bereits früher (pag. 1114) gesprochen. Durch die vorliegenden Schnitte (Fig. 672 und 673) werden diese Verhältnisse (Fig. 656—660 pag. 1112 ff.) noch mehr geklärt. Die Mundeinstülpung entsteht unter der in Fig. 671 *D* links angegebenen Ectodermverdickung. Sie senkt sich bald tief ein und wächst gegen den Gipfel des Dotters hin (Fig. 672 *A*, *rd*). Eine weitere, zunächst noch ausserhalb liegende Einsenkung (*sp*) repräsentirt die Anlage der hinteren oder grossen Speicheldrüsen. Später kommt weiter hinten die Anlage der Zungentasche hinzu (Fig. 672 und 673 *r*), sowie dann auch eine weiter nach vorn gelegene schlauchförmige Einsenkung, die Anlage der vorderen Speicheldrüsen, sich bemerkbar macht.

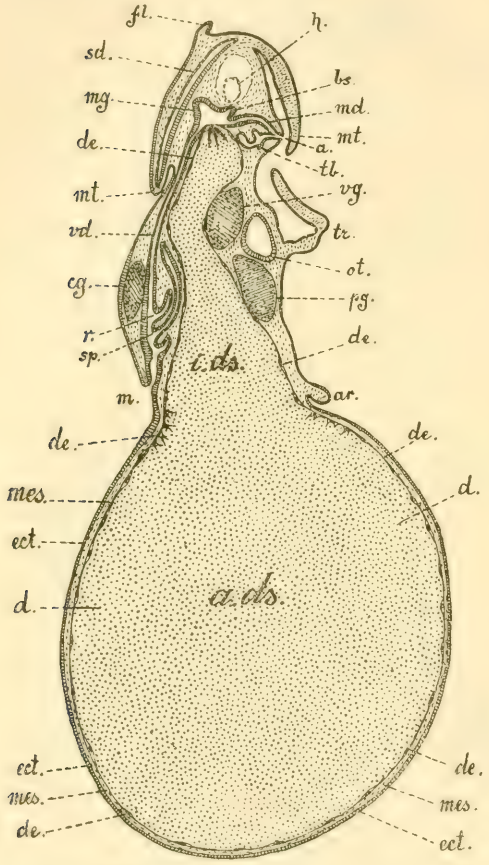


Fig. 673. Sagittalschnitt eines älteren Embryos von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).

a After, *a.ds* äusserer Dottersack, *ar* Armanlage, *bs* Blindsack des Darmes, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *fl* Flosse, *h* Herz, *i.ds* innerer Dottersack, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *mg* Magen, *mt* Mantelrand, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *r* Radulatasche, *sd* Schalensack, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *tr* Trichter, *vd* Vorderdarm, *vg* Visceralganglion.

Um die von verschiedenen Forschern (Grenacher, Bobretzky, Ussow, Watase, Joubin) wiederholt und eingehend studierte Ausbildung des Vorderdarmes gleich hier zu erledigen, so sei erwähnt, dass sich die Speicheldrüsenanlagen sehr bald in zwei Aeste spalten, entsprechend der definitiven Gestaltung der ausgebildeten Organe. Die hintere Anlage ist ganz besonders umfangreich. Die beiden stark divergirenden Aeste treiben Divertikel, und bilden so die lappigen Massen des unteren Speicheldrüsenpaares. (Grenacher No. 14, Joubin No. 22). Der unpaare Theil der Anlage, welcher dem gemeinsamen Abschnitt des Ausführungsganges entspricht, verlängert sich sehr stark, denn die unteren Speicheldrüsen liegen beim ausgebildeten Thier weit nach hinten. Auch die Anlage der Zungentasche erleidet insofern Veränderungen, als an dem nach hinten und innen gekehrten Theil ihre Wandung sich verdickt und in der früher geschilderten Weise die Radula zur Abscheidung kommt (pag. 1069, Fig. 631 *A*).

Am Vorderdarmepithel treten in der Nähe des Mundes verschiedentliche Erhebungen und Faltungen auf und hier entstehen als cuticulare Abscheidung auch die Kiefer (Joubin, Grenacher, Bobretzky).

Noch lange ehe die Differenzirung des Vorderdarms soweit wie geschildert fortgeschritten war, trat die Vereinigung desselben mit der Mitteldarmanlage ein. Beide waren von entgegengesetzten Seiten am Dotter hinauf gegen einander vorgewachsen und hatten sich ungefähr am Gipfel des inneren Dottersackes getroffen, um hier mit einander zu verschmelzen. Die Figur 673 zeigt bereits ein späteres Stadium, an welchem sich der Mitteldarm vorn erweitert und so die Anlage des Magens (*mg*) und des Magenblindsacks (*bs*) gebildet hat.

Die Anlage des Mitteldarms zeigt in etwas früheren Stadien insofern ein auffälliges Verhalten, als sie gegen das Dotterepithel weit geöffnet erscheint, wie sich aus sagittalen Schnitten (Fig. 672 *C*) und noch besser aus Querschnitten (Fig. 674 *A* und *B*) ergibt. Er erscheint hier als eine dem Dotter grossentheils dicht anliegende Platte. Durch Umfaltung der peripheren Parthien (Fig. 674 *B*) entstehen die beiden Leberschläuche, welche in der Gegend des Blindsackes in den Mitteldarm einmünden.

Die weite Oeffnung des Mitteldarmes gegen das Dotterepithel verengert sich allmählich, ist aber auch in späteren Stadien noch deutlich zu erkennen (Fig. 673). Unter ihr sieht man grosse Zellen des Dotterepithels liegen, welche seitliche Fortsätze in den Dotter aussenden (Fig. 673). Also auch unter dieser Lücke des Darmepithels, wo man eine Verbindung des Darmlumens mit dem Dottersack vermuthen könnte, sowie unter der früheren weiten Oeffnung des Mitteldarms ist der Dotter völlig vom Dotterepithel überzogen. Eine directe Communication des Dottersackes mit dem Mitteldarm findet also nicht statt. Das Dottermaterial gelangt somit nicht direct in die Darmhöhle, sondern muss erst das Dotterepithel passiren. Letzteres vermittelt demnach den Dotterverbrauch durch den Embryo, und dies ist seine Hauptfunction. Wahrscheinlich findet an jenen offenen Parthien des Mitteldarmes eine besonders starke Aufnahme von Nährsubstanzen durch das Dotterepithel statt. Dafür spricht die Entstehung der Leber in dieser Gegend, die ja auch bei anderen Mollusken enge Beziehungen zum Nährmaterial des Eies zeigt, sowie das Auftreten jener grossen rhizopodoiden Zellen unter der Mitteldarmlücke.

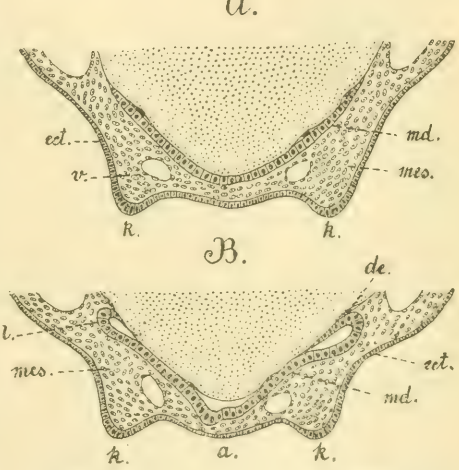


Fig. 674. *A* und *B*. Die ventrale Parthie zweier Querschnitte verschieden alter Embryonen von Loligo vulgaris (Original).

a Gegend des Afters, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *k* Kiemenanlage, *l* Leber, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *v* Gefässlücke im Mesoderm.

Wenn jene Lücke im Darmepithel mit der fortschreitenden Entwicklung geschlossen wird, scheint der innere Dottersack ganz ohne Verbindung mit dem Mitteldarm in der Leibeshöhle zu liegen. Er wird erst

ganz allmählich resorbirt, nachdem das Material des äusseren Dottersackes in ihn übergeführt wurde und der Umfang des letzteren dadurch immer stärker verringert wurde. Mit der allmählichen Resorption des Dotters schwindet schliesslich auch das Dotterepithel, dessen Function jetzt erfüllt ist.

Die Function des Dotterepithels ist eine ähnliche, wie die der Dotterzellen bei den Arthropoden und Vertebraten, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde. Thatsächlich hat man auch früher beide verglichen (Ray Lankester, Vialleton, Watase u. a.), und die Aehnlichkeit scheint deshalb besonders auffallend, weil jene Dotterzellen ebenfalls in Gestalt einer peripheren Lage, des äusseren Merocytenlagers der Selachier oder des sogenannten Periblasts der Teleostier auftreten können. Doch bleibt eine Differenz mit den Cephalopoden insofern immer bestehen, als bei den Wirbelthieren jene Zellen erst im Dotter vertheilt sind und sich von hier aus zu der zusammenhängenden Schicht vereinigen, bei den Cephalopoden jedoch niemals Zellen im Dotter gefunden werden, sondern das Dotterepithel direct aus den Zellen der Keimscheibe hervorgeht. Der Typus des meroblastischen Eies tritt hierdurch bei den Cephalopoden besonders scharf ausgeprägt hervor.

Um die völlige Ausbildung des Darmkanals und seiner Anhangsgebilde zu erledigen, muss noch des Tintenbeutels gedacht werden. Dass er als ein sackförmiges Gebilde von der Mitteldarmanlage aus entsteht, wurde bereits oben mitgetheilt (Fig. 672 *C*, *md*). Er vertieft sich dann bald (Fig. 673 *tb*) und wächst zu einem schlauchförmigen Gebilde aus, welches von Mesodermzellen umlagert wird. An diesem Schlauch sondert sich später das proximale, blindgeschlossene Ende von dem distalen, nach aussen sich öffnenden Abschnitt, indem der letztere sich stark ausweitet, dabei aber mit einer einfachen Epithellage ausgekleidet bleibt, während das erstere durch vielfache Faltung der Wandung eine compacte Beschaffenheit erhält (Girod). Dieser Theil des Tintenbeutels stellt die drüsige, secernirende Parthie desselben dar, während jener ausgeweitete Abschnitt, welcher zuletzt durch einen langen Ausführungsgang nach aussen mündet, das Reservoir des Secretes bildet. Dieser Theil mündet durch einen langen Gang ganz nahe beim After in den Enddarm. Es wurde schon früher (pag. 1135) darauf hingewiesen, dass schon aus diesem Grunde ein umfangreicher ectodermaler Enddarm nicht vorhanden sein kann. Trotzdem hat man auffallender Weise einen sehr beträchtlichen Theil des Darmkanals von einer hinteren Ectodermeinstülpung hergeleitet. Wir erwähnen diese Auffassung, obwohl sie als überwunden anzusehen ist, aus dem Grunde, weil sich vorher die grössere Anzahl der Autoren ihr zuneigte (Metschnikoff No. 32, Grenacher No. 14, Ussow No. 44, Girod No. 12, Watase No. 49).

Nach der Auffassung der genannten Autoren, welche sowohl das bereits mit dem Ectoderm verbundene Mitteldarmsäckchen (vgl. pag. 1135) als frühestes Stadium in der Entwicklung der hinteren Darmparthie beobachteten, sollte dasselbe in Form einer Ectodermeinsenkung, d. h. also eines Proctodäums entstehen. Besonders Ussow, sowie Girod und Watase, welche sich später und eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigten, müssen als Vertreter dieser Auffassung genannt werden. Auf die Einzelheiten derselben einzugehen ist hier nicht nöthig. Der vermeintliche Enddarm wächst am Dotter hinauf und differenzirt sich in ähnlicher Weise, wie wir es früher vom Mitteldarm darstellten. Ueber den Punkt, bis wohin sich der Enddarm nach vorn erstreckt, bezw. der Vorderdarm nach hinten, sind die Autoren getheilter Ansicht; Thatsache ist jedoch, dass sie Leber, Blindsack und Magen vom

Ectoderm herleiten, da ja der ganze Darmkanal durch Vereinigung des von vorn nach hinten auswachsenden Stomodäums und des von hinten nach vorn fortschreitenden Proctodäums, also total aus dem Ectoderm entsteht. Das gesammte Entoderm ist durch das Dotterepithel repräsentirt und nur noch provisorischer Natur (Watase). Aehnliche Angaben von einer ectodermalen Entstehung des Darmkanals wurde auch für andere Thierformen, z. B. die Insekten, gemacht (Ganin, Witlaczil, Graber), haben aber auch dort keinerlei Wahrscheinlichkeit für sich, wie das Verhalten nahestehender Formen zeigt.

Gegenüber der hier nur kurz charakterisirten Auffassung haben wir die von einigen anderen Autoren (Ray Lankester No. 29, Vialleton No. 48, Bobretzky No. 4) studierte und von uns selbst (No. 25) an weit früheren Stadien verfolgte Entstehungsweise des Darmkanals dargestellt, weil sie besser begründet erscheint, abgesehen von ihrer grösseren Wahrscheinlichkeit.

B. Körperbedeckung und Schale.

Das ectodermale Epithel, welches den Körper des Embryos bedeckt, scheint mit nur geringen Modificationen direct in das Körperepithel (die Epidermis) des ausgebildeten Thieres überzugehen. Als Ausscheidungsproduct eines besonders modificirten Ectodermtheiles erscheint die Schale. Bezüglich der **embryonalen Bildung** dieses für die Auffassung des Cephalopodenkörpers so wichtigen Organes müssen wir uns leider an solche Cephalopoden halten, bei denen dasselbe nicht mehr in seiner vollkommenen Ausbildung vorhanden ist. Nur bei wenigen recenten Cephalopoden, wie bei Nautilus und Spirula, besitzt die Schale eine vollkommene Gestaltung, und von diesen seltenen Formen ist die Entwicklung nicht bekannt. Bezüglich der Schale von Argonauta liegen andere Verhältnisse vor, von denen später noch die Rede sein wird (pag. 1146). Bei denjenigen recenten Cephalopoden, von denen wir über diesen Punkt der Entwicklung unterrichtet sind, liegt die Schale, vom Mantel umschlossen (also innerhalb), an der anterodorsalen Fläche des Körpers, und erreicht nur noch die Gestaltung des sogenannten Schulpes, welcher eine hornartige Beschaffenheit besitzt (Ommastrephes, Loligo und andere), oder aus verschiedenen, grossentheils verkalkten Schichten besteht (Sepia). Dieser Schulp wird in einer Einstülpung des Ectoderms, der sogenannten Schalendrüse, gebildet.

Schon in sehr früher Zeit der embryonalen Entwicklung tritt im Mittelpunkt der Mantelanlage eine Vertiefung auf, die erste Andeutung der Schalendrüse (Fig. 655, 656 pag. 1110. Fig. 671 *D* pag. 1133). Anfangs stellt sie (bei Loligo) eine weite, flache Grube dar; bald aber wölbt sich der Rand derart über den Boden der Grube vor (Fig. 672 *A* pag. 1135), dass diese schliesslich als ein Sack erscheint, der nur noch durch seine wenig umfangreiche Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Dieser Sack ist ausgekleidet von einem besonders am Grunde hochzelligen Epithel und wird umlagert von Mesodermgewebe. Später schliesst sich die Einstülpungsöffnung ganz, und die Schalendrüse liegt nunmehr als geschlossener Sack im Innern, umgeben von dem Mesodermgewebe (Fig. 672 *C*). Sie dehnt sich später besonders nach vorn hin aus und nimmt dann einen grossen Theil der anterodorsalen Seite des Mantels ein (Fig. 673). In ihr findet nunmehr die Abscheidung des Schulpes statt (Ussow, Bobretzky).

Ueber die Auffassung der Schale bezw. des Schulpes bei den recenten Cephalopoden. Dass es sich bei dem Schulp um eine innere Schale

handelt, ist nicht zweifelhaft. Es frägt sich nur, welche Beziehungen dieselbe zu den vollkommen ausgebildeten Schalen besitzt, welche wir von den (recenten und fossilen) Nautiliden und Ammoniten kennen. Diese Frage ist von Wichtigkeit für die Auffassung des Bildungsmodus der Cephalopodenschale und deren Beziehung zu den Schalen der übrigen Mollusken. Um sie zu beantworten, ist es nöthig, die Schalen verschiedener ausgestorbener Formen zum Vergleich heranzuziehen.

Die Schulpe der recenten Dibranchiaten zeigen bei den verschiedenen Formen eine mehr oder minder hohe Ausbildung. Zuweilen besitzen sie nur die Form einer langen, schmalen Platte ohne besondere Differenzirung (so bei Loligo). Bei anderen ist die zwar ebenfalls hornige Platte weniger einfach gestaltet, indem sie am Hinterende einen Hohlkegel trägt und dadurch ein pantoffelähnliches Aussehen gewinnt (Ommastrephes, Fig. 680).

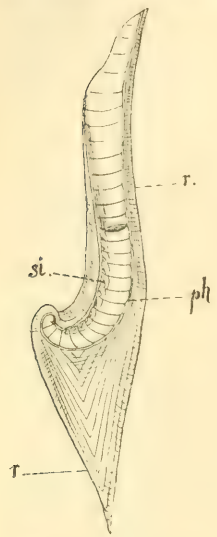


Fig. 675. Idealisirter Längsschnitt durch die Schale einer Spirulirostra.
ph Phragmocon, *r* Rostrum, *si* Sipho.

Von weit complicirterem Bau und aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist die Kalkschale der Sepien. Die allerdings noch nicht völlig aufgeklärte Structur dieses Schulpes hat Veranlassung zu einem Vergleich mit höher ausgebildeten Cephalopodenschalen gegeben. Indem man das Beispiel der recenten Spirula vor sich hatte, bei welcher die spiralig gewundene und gekammerte Schale vom Mantel umwachsen und eingeschlossen wird, ging man auf die Belemniten zurück, welche ebenfalls eine innere, aber eine weiter zurückgebildete Schale als jener letzterwähnte Cephalopode besitzen.

Die Schale der Belemniten ist nicht, wie die von Nautilus und der meisten Ammoniten, spiralig gewunden, sondern gerade gestreckt, ähnlich den Orthoceratiden. Charakteristisch ist für die Belemniten, dass zu dem Theil der Schale, welchen man als entsprechend der eigentlichen gekammerten Cephalopodenschale (der Ammoniten und Nautiliden) auffassen kann, ein äusseres Ansatzstück, das sog. Rostrum, hinzukommt. Ein anschauliches Beispiel hierfür bietet die fossile Spirulirostra (Fig. 675), deren Schale gebogen ist und in Folge dessen eine gewisse Aehnlichkeit mit der Schale von Spirula zeigt, aber zu dem als Ansatz am Rücken und Seitentheil ein umfangreiches kegelförmiges Rostrum aufweist. Uebrigens ist auch von Spirula behauptet worden, dass sich bei ihr Spuren eines solchen Rostrums finden, obwohl wir bei der (allerdings nur äusseren) Betrachtung einer grösseren Anzahl Schalen davon nichts erkennen konnten[1]).

Während wir es zuletzt mit spiralig gewundenen Schalen zu thun hatten, ist die Schale der Belemniten, wie erwähnt, gerade gestreckt. Man unterscheidet an ihnen den gekammerten und mit Sipho versehenen Theil (Phragmoconus), welcher von der eigentlichen Schalenwand (dem Ostracum) umgeben wird; letztere erweitert sich gegen den Kopf des Thieres hin be-

[1]) Es scheint zweifelhaft, ob Spirula einen Ausläufer des Belemnitenstammes darstellt, mit dem sie durch Formen wie Spirulirostra verbunden wäre. Die Lage des Sipho sowie die Orientirung der Schale zum Körper scheint dafür zu sprechen. Die Beschaffenheit der Schale mit ihrer wohl erhaltenen Kammerung und dem Sipho macht es jedoch nicht sehr wahrscheinlich, dass sie einen Rückbildungsprozess durch-

sonders stark (als sog. Proostracum), ohne hier von dem Phragmoconus gefolgt zu sein. Soweit würden sich die Theile der Belemnitenschale mit der Ammoniten- resp. Nautilusschale vergleichen lassen, nunmehr kommt aber auf der dem Proostracum entgegengesetzten Seite, den hinteren Theil des Phragmoconus umfassend und in dessen Verlängerung sich fortsetzend, das meist sehr umfangreiche und von dem ganzen Belemniten gewöhnlich allein erhaltene Rostrum hinzu. Die Schale wurde zu einer inneren, vom Mantel umgebenen, wie man an Belemniten-ähnlichen, besser erhaltenen Formen mit grösster Wahrscheinlichkeit feststellen konnte und wie aus den sog. Gefässeindrücken an der Aussenfläche des Rostrums mancher Belemniten hervorgeht[1]).

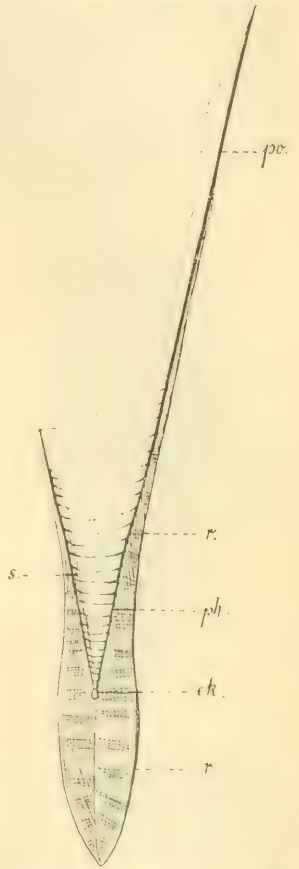


Fig. 676. Medianer Längsschnitt der Schale eines Belemniten (in etwas schematisirter Darstellung).

ek Embryonalkammer, *ph* Phragmocon, *po* Proostracum, *r* Rostrum, *s* Sipho.

Die punktirte Linie deutet den bisher nicht genau bekannten vorderen Rand der Schale an.

Auf die genannten Theile der Belemnitenschale hat man nun die einzelnen Bestandtheile des Sepienschulpes zurückzuführen gesucht (Voltz, Riefstahl No. 39). Der Schulp besteht aus einer flachen Mulde, dem sog. Schild, in dessen Höhlung sich ein dicker Wulst einlagert, der einen lamellären Bau zeigt (Fig. 677 und 678 *A*, *w*). Eine gabelförmige, mit den beiden Enden nach vorn gerichtete, ziemlich breite Leiste *(g)* schliesst sich an die hintere flache Parthie des Wulstes an und bildet, indem sie sich am Hinterende etwas erhebt und nach vorn vorwölbt, eine zuweilen nur flache (Sepia officinalis), bei anderen Sepiaarten jedoch eine ziemlich tiefe Höhlung (Sepia aculeata, Fig. 677).

Der Schild besteht aus drei Lagen, von denen die äusserste von kalkiger Beschaffenheit ist und wie chagrinirt erscheint. Die mittlere (hornige) Platte ist grösser als die beiden anderen und ragt in Folge dessen an den Rändern vor (Fig. 677 *mp*). Die innere Platte *(ip)*, an welche sich Wulst und Gabel anlagern, ist ebenfalls verkalkt. Der Wulst setzt sich aus Lamellen zusammen, welche sich an den Schild ansetzen und von da aus nach hinten verlaufen, wo sie frei endigen (Fig. 677 und 678 *A*). Die freien Ränder sind durch die äusserlich am Wulst wahrnehmbaren parallelen Streifen bezeichnet. Am Hinterende des Schulpes befindet sich ein Dorn *(d)*, welcher in die Aussenschicht des Schildes übergeht und wie diese aus Kalksubstanz besteht. Die hintere Parthie des Schildes ist abermals von einer Conchyolinlamelle überlagert, welche auch den Dorn umgreift.

machte, welcher zum gänzlichen Verlust des Rostrums führte. Die Schalen anderer recenter Cephalopoden, bei denen wahrscheinlich eine derartige Rückbildung stattfand, erlitten dabei eine starke Veränderung ihres Baues. Man muss jedenfalls daran denken, ob nicht Spirula sich bereits vor dem Erwerb eines Rostrums vom Decapodenstamme abgetrennt haben könne.

[1]) Wir sehen hier davon ab, weil es für unsere Betrachtungen nicht von beson-

Die geschilderten Theile des Sepienschulpes hat man nun so aufgefasst, dass der Dorn sammt der äusseren Kalkplatte dem Rostrum der Belemniten entspräche (vgl. Fig. 676 und 678), welches sich weit auf die eigentliche Schale fortsetzt, so etwa, als wenn das Proostracum der Belemniten noch eine mit dem Rostrum in Verbindung stehende äussere Kalkbekleidung erhielt, wie dies vielleicht auch wirklich der Fall war. Ein ähnliches Verhalten findet übrigens bei Spirulirostra statt, bei welcher Form das Rostrum einen grossen Theil der Schale umfasst (Fig. 675 *r*).

Der eigentlichen Schale, d. h. dem Phragmocon und Proostracum der Belemniten, dürften bei Sepia die beiden inneren Schichten des Schildes, der Wulst und die Gabel entsprechen (Fig. 676—678). Während die beiden äusseren Schichten als die Wand der Schale (Ostracum) aufzufassen sind, würden die Lamellen des Wulstes vielleicht als die Kammerscheidewände anzusehen sein. Diese Lamellen enden, wie erwähnt, nach hinten mit freiem Rande (Fig. 677 und 678), an den Seiten sollen sie sich aber in entsprechende Lamellen der Gabel fortsetzen. Da diese letztere sich über das Hinterende des Wulstes zur Bildung einer ziemlich tiefen Höhlung nach vorn erhebt, so kommt hierdurch wirklich eine dem Phragmocon der Belemniten vergleichbare Bildung zu Stande. Wollte man den Vergleich weiter führen, so würde man die weite Oeffnung der nach hinten gerichteten Kammerscheidewände den Siphonalduten der Ammoniten vergleichen, die aber sehr weit geworden sind und in denen nunmehr ein beträchtlicherer Theil des Körpers ruht.

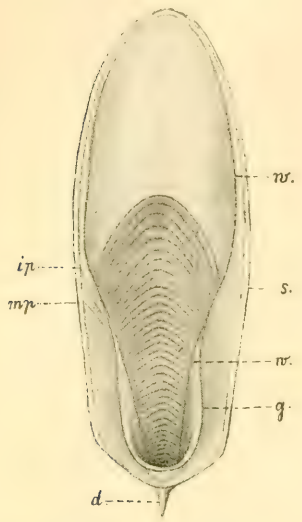


Fig. 677. Schulp der Sepia aculeata von der Ventralfläche gesehen (Original).
d Dorn, *g* Gabel, *ip* Innenplatte, *mp* Mittelplatte des Schildas (*s*), *w* Wulst, die freien Ränder der Lamellen zeigend.

Für diese Auffassung scheint das Verhalten einer fossilen Form (Belosepia) zu sprechen, die im Ganzen einen ähnlichen Schulp besitzt, bei welcher aber der Phragmocon noch ziemlich deutlich vorhanden ist (Fig. 678 *B* und *C*). An Stelle des Sipho befindet sich bei dieser Form ein weiter Trichter (Fig. 678 *B*), welches Verhalten man vielleicht schon als eine Ueberleitung zu demjenigen von Sepia betrachten könnte. Die Verhältnisse des Rostrums sind bei dieser Form ähnliche wie bei Sepia, nur ist dasselbe noch stärker entwickelt (Fig. 678 *A* und *B*[1]).

Fasst man die Lamellen als Kammerscheidewände auf, so ist bemerkenswerth, dass diese bis vorn hin reichen, das Proostracum also gänzlich schwindet, denn der ganze Wulst würde dann dem Phragmoconus entsprechen.

---

derer Wichtigkeit ist, dass bei gewissen Belemniten der hintere Theil des Rostrums jedenfalls in Form eines mehr oder weniger langen Stachels aus dem Mantel vorragte, wodurch das Hinterende des Thieres eine pfeilförmige Gestaltung gewann, eine für die Fortbewegung jedenfalls sehr günstige Einrichtung.

[1]) Bezüglich der vorderen Parthie des Schulpes, von welchem gewöhnlich nur das Hinterende erhalten ist, enthalten wir uns betreffs des Vergleichs mit Sepia eines weiteren Urtheils, doch scheint es möglich, dass auch in dieser Beziehung Uebereinstimmung herrscht.

Zwischen den Lamellen treten viele zarte, dieselben verbindende Kalksäulchen auf, so dass also die Zwischenräume nicht leer sind, wie man es vielleicht erwarten sollte, wenn sie den Kammern entsprächen. Doch würde dieses Verhalten kaum als dem vorgenommenen Vergleich der Sepienschale hinderlich zu betrachten sein, da man eine derartige Veränderung der in anderer Weise functionirenden Schale erklärlich finden wird.

Die Ausbildung der einzelnen Theile des Sepienschulpes ist von Appellöf in eingehender Weise untersucht worden, doch liegt darüber bisher unseres Wissens nur eine kurze, schwedisch geschriebene Mittheilung vor (No. 2), aus der wir nicht zu ersehen vermögen, ob sich daraus für die morphologische Auffassung des Schulpes wichtige Momente ergeben.

Schliesslich scheint es uns nöthig, hervorzuheben, dass der ganze Vergleich der einzelnen Theile der Sepienschale mit denjenigen der Belemniten noch auf recht schwachen Füssen steht, obwohl er an und für sich viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Andere recente Cephalopoden, und zwar besonders auch solche, welche man mit Recht für ursprünglichere Formen als Sepia ansieht, besitzen einen sehr einfach geformten Schulp, welcher höchstens einen hohlen Kegel am Ende trägt (Ommastrephes Fig. 680). Vergleicht man diese Bildung mit dem Phragmocon, so würde der übrige Schulp wohl als Proostracum aufzufassen sein, und es liegt nahe, auch bei Sepia die nach vorn sich vorwölbende Gabel als solchen stark reducirten Phragmocon anzusehen. Dann würde die ganze davor gelegene Parthie (der Wulst) als Proostracum zu betrachten sein, welches vielleicht nur in Anpassung an seine jetzige Function (Erleichterung des Körpergewichtes) eine so voluminöse Ausdehnung erlangt hat. Der lamellöse Bau des Wulstes würde dann auf die schichtenweise Absonderung der Schale, bedingt durch die nöthige Erzeugung von Hohlräumen, zurückzuführen sein, und ihm würde unter diesen Umständen die ihm zugeschriebene höhere morphologische Bedeutung nicht zukommen. Weitere Aufklärungen über die Bedeutung des Sepienschulpes und seine Beziehung zu den Schalen der fossilen Formen müssen von eingehenden paläontologischen und vielleicht auch von ausgedehnteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erwartet werden.

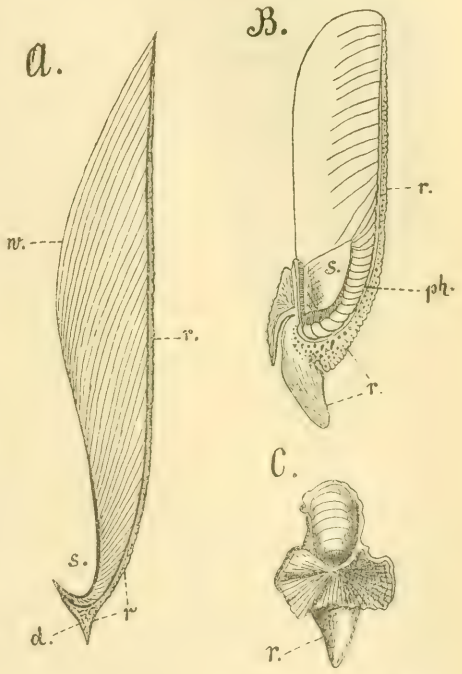


Fig. 678. *A* Sepienschulp längs durchschnitten in schematisirter Darstellung. *B* Schulp von Belosepia Blainvillei, von der Seite dargestellt, *C* dessen hintere Parthie, von der Ventralseite gesehen (*B* und *C* nach Zittel [Handbuch der Palöontologie]).

d Dorn, *ph* Phragmocon, *r* Rostrum, *s* Sipho, *w* Wulst.

Eine Vergleichung des Schulpes mit der Belemnitenschale, wie sie oben versucht wurde, legt es nahe, die Decapoden, bezw. die Dibranchiaten über-

haupt, mit den Belemniten in Beziehung zu setzen. Freilich erscheint dies als gewagtes Beginnen, insofern von den Weichtheilen dieser Cephalopoden Sicheres nicht bekannt ist, aber Formen wie Belemnoteuthis, ein zu triassischer Zeit lebender Cephalopode mit wohlerhaltenem Phragmocon und häkchentragenden Armen, sowie Acanthoteuthis, eine zehnarmige, den recenten Decapoden schon weit näher stehende, ebenfalls mit Haken bewaffnete Form (Jaekel No. 17), weisen mit ziemlicher Sicherheit darauf hin, dass die Dibranchiaten bezw. die Decapoden von belemnitenähnlichen Formen abzuleiten sind.

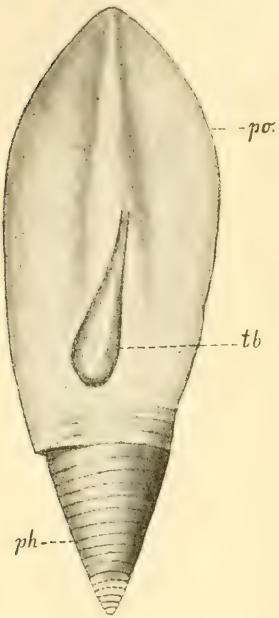


Fig. 679. Schale eines Belemnoteuthis aus dem unteren Lias von Lyme Regis in etwas idealisirter Darstellung (Original[1]).

Die Schale ist von der Ventralseite gesehen; ihr liegt der Tintenbeutel (*tb*) auf. Vom Phragmocon (*ph*) fehlt der hinterste Theil und wurde durch Punktirung angedeutet; am Stück selbst sieht man hier eine Kammerscheidewand von der Fläche, da sie durch Abbrechen des hinteren Theiles freigelegt wurde. *po* Proostracum.

Dass die Schale der Belemniten eine innere, fast ganz vom Mantel umschlossene war, ist nicht zweifelhaft. Von den erwähnten Uebergangsformen weist übrigens Belemnoteuthis an dem noch mit Kammern und Sipho versehenen Phragmocon ein umfangreiches und deutlich umgrenztes Proostracum auf (Fig. 679 *po*), welches in seiner Gestalt an den Sepienschulp erinnert. Das Rostrum ist bei diesen Formen nur noch als schwacher Beleg des Phragmocons vorhanden oder geht wohl auch gänzlich verloren. In dieser Beziehung würden sich die betreffenden Formen also denen nähern, bei welchen man einen Schulp mit hinterem conischen Ansatz findet (Ommastrephes, Onychoteuthis, Taonius, Leachia).

Es dürfte nicht ohne Interesse sein, dass sich bei Ommastrephes an dem Hohlkegel eine regelmässige Querstreifung findet (Fig. 680), welche sich von den Zuwachsstreifen des übrigen Schulpes durchaus unterscheidet und vielleicht als letzter Rest der Kammerung des Phragmocons anzusehen ist. Da Ommastrephes zu den ursprünglichsten der jetzt lebenden Cephalopoden gehört, dürfte eine derartige Auffassung nicht unberechtigt sein. Von Jaekel ist schon darauf aufmerksam gemacht worden (No. 17), dass Ommastrephes auch durch den Besitz von Häkchen einen ursprünglichen, an jene krallentragenden Uebergangsformen (Belemnoteuthis, Acanthoteuthis) erinnernden Charakter aufweist.

Die Rückbildung der Schale geht bei anderen recenten Cephalopoden weiter; so findet man bei älteren Exemplaren von Dosidicus den Endkegel solide, während er bei jungen Thieren noch hohl war (Steenstrup). Bei einigen Loligopsiden ist der Hohlkegel am Ende des Schulpes noch vorhanden, bei anderen schwindet er, und es findet

[1]) Die Figur 679 ist nach einem bisher nicht beschriebenen, sehr instructiven Stück aus der Sammlung des Herrn Dr. O. Jaekel angefertigt, welches uns freundlichst zur Verfügung gestellt wurde. Hierfür wie für die Revision der Fig. 676 auch an dieser Stelle besten Dank.

sich nur noch eine solide Anschwellung an seiner Stelle. Schliesslich kommt es zur Bildung einer einfachen hornigen Platte, wie dies z. B. bei Loligo der Fall ist. Auch in der Ontogenie scheint derselbe nicht mehr aufzutreten, soweit bis jetzt bekannt ist.

Aus den angestellten Vergleichen geht mit Sicherheit hervor, dass man es bei dem Schulp der Cephalopoden mit einer inneren Schale zu thun hat. Dafür, wie diese innere Schale aus der äusseren entstanden ist, bietet Spirula noch ein lebendes Beispiel. Wie sich bei Nautilus eine allerdings nur wenig umfangreiche Mantelparthie der äusseren Schalenfläche anlegt, wird diese Umwachsung der Schale durch den Mantel weiter gegangen sein, bis zunächst eine noch nicht völlig vom Mantel umwachsene Schale, wie bei Spirula, zu Stande kam. Bei dieser Umwachsung trat wohl zumeist der Umfang der Schale gegen den des Thieres mehr zurück; gleichzeitig fand eine Lagenveränderung und auch allmählich eine Rückbildung der Schale statt, da dieselbe offenbar nicht mehr in gleicher Weise functionirte wie früher. Ausserdem wurden der ursprünglichen Schale neue Kalkschichten aufgelagert, denn wir finden, dass nur der innere Theil der Belemnitenschale bezw. des Sepiaschulpes der Nautilusschale entspricht; das Rostrum und dessen Fortsetzung als Bekleidung des Proostracums sind secundäre Bildungen. Abgeschieden wurden sie gewiss durch die Manteltasche, welche die Schale umgab. Mit diesem Punkte gelangen wir aber wieder zu der uns hier vor Allem interessirenden Frage nach der Bildungweise der Schale.

Weiter oben wurde gezeigt, wie der Schulp in einer als „Schalendrüse" angelegten Ectodermeinstülpung gebildet wird. Es wäre von Wichtigkeit, zu erfahren, ob diese Schalendrüse dem gleichnamigen Organ der Lamellibranchier und Gastropoden homolog ist oder nicht. Diese Frage wurde seinerzeit schon von Ray Lankester (No. 28) aufgeworfen, aber im Hinblick darauf verneint, dass der Schulp der Belemnitenschale entspräche und in Folge dessen in einer Manteltasche, nicht aber in der primitiven Schalendrüse gebildet werden müsse. Ray Lankester musste diese Ansicht besonders deshalb entschieden vertreten, weil er den Schulp nur den äusseren Theilen der Belemnitenschale für homolog hielt und den Phragmoconus in Abzug brachte.

Bei Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Schalendrüse bei den Cephalopoden wird man von vornherein geneigt sein, diesem schon so früh auftretenden Organ in Folge seiner Lage und

Fig. 680. Hinterer Theil des Schulps eines Ommastrephes, von der ventralen Fläche gesehen (Original).

k kegelförmiger Anhang des Hinterendes, *s* Platte des Schulps, die sich nach hinten verschmälert und gegen den kegelförmigen Anhang wieder verbreitert, *l* die starken hornigen Leisten, zwischen denen der Schulp nur aus einer dünnen, von unregelmässigen Rippen durchzogenem Membran besteht.

Der Schulp stammt von einem Ommastrephes aus dem indischen Ocean.

Ausbildung den gleichen Werth zuzuschreiben, welchen die Schalendrüse bei den übrigen Mollusken besitzt, und wird es in Folge dessen für völlig homolog mit diesem letzteren Gebilde halten. Nichts liegt näher, als eine Bestätigung dieser Auffassung in der Entwicklung der mit äusserer Schale versehenen lebenden Cephalopoden zu suchen. Da dieselbe von Nautilus und Spirula unbekannt und schwer erreichbar ist, so möchte man sich an den einzigen leichter zu erhaltenden Cephalopoden mit äusserer Schale, nämlich an Argonauta halten, wenn derselbe nicht wesentlich veränderte Verhältnisse aufwiese.

Es wurde bereits früher (pag. 1121) gezeigt, dass an den Embryonen von Argonauta zwar eine Schalendrüse auftritt, dass dieselbe aber später wieder schwindet und nicht der definitiven Schale den Ursprung gibt. Die letztere wird nicht innerhalb der Eischale gebildet, wie einige ältere Autoren (Poli, Delle Chiaje No. 9) annahmen, sondern sie entsteht erst später, was übrigens schon von Frau Power, Adams und Kölliker (No. 1 u. 24) beobachtet wurde. Ueber den Ursprung der Schale sind die Angaben ziemlich dunkler und eigenthümlicher Natur. Nach der fast allgemein herrschenden Ansicht soll die Schale von den flächenhaft über sie ausgebreiteten dorsalen Armen abgeschieden werden. Diese an und für sich wenig wahrscheinliche Auffassung wird auch dadurch nicht unterstützt, dass die Regeneration verloren gegangener Schalentheile von innen her erfolgen soll. Man möchte dabei eher an eine Thätigkeit des Mantels denken, der freilich keine engere Verbindung mit der Schale besitzt, so dass sich auch für diese Auffassung keinerlei Anhalt bietet.

Das Schwinden der Schalendrüse beim Embryo von Argonauta zeigt, dass man es in der definitiven Schale nicht mit einer, der Schalen anderer Cephalopoden homologen Bildung zu thun hat. Sollte sich die Schalendrüse wirklich ausgleichen, wie angegeben wird, so könnte die Schale vielleicht aus einer Parthie des Mantels entstanden sein, welche ursprünglich der Schalendrüse entsprach. Das Thier hat zur Schale die gleiche Lagenbeziehung, welche man von den Ammoniten und Nautiliden kennt, während für Spirula dagegen die Orientirung eine andere ist, indem hier nicht die convexe, sondern die concave Seite der Schale der Bauchseite entspricht.

Man hat gerade in neuerer Zeit den Versuch gemacht, die Argonautenschale direct auf die Schalen der Scaphiten zurückzuführen, mit welchen die äussere Form in gewisser Weise übereinstimmt (Steinmann No. 43). Einer solchen Auffassung vermögen wir uns schon deshalb nicht anzuschliessen, weil wir die Argonautenschale nicht für direct homolog mit den Schalen der Ammoniten halten, abgesehen davon, dass sich zwischen das Erlöschen der Scaphiten und das Auftreten der Argonauten ein langer Zeitraum einschiebt, diese letzteren aber mit den übrigen Octopoden zusammengehören und demnach zu den jetzt lebenden übrigen Dibranchiaten enge Beziehungen aufweisen.

Wollte man die Argonautenschale von Schalen wie denjenigen der Scaphiten ableiten, so müsste man ein verhältnissmässig rasches Aufgeben der Schalenkammerung ohne wesentliche Veränderung der äusseren Form annehmen. Nun kehrt aber die Kammerung der Schale und die Art der Verbindung des Thieres mit derselben bei allen Cephalopoden (mit wohlerhaltener Schale) in so stark übereinstimmender Weise wieder, dass es höchst unwahrscheinlich ist, bei Argonauta anzunehmen, sie hätte die Kammerung aufgegeben und dem Seewasser Eintritt in die Wohnkammer gestattet, was zweifelsohne eine totale Aenderung der Lebensweise in sich schloss.

Wenn die Schale der Cephalopoden eine Umgestaltung erfährt, vollzieht sich dieselbe in stetiger Weise, wie dies bei den Formen mit innerer Schale zu erkennen ist. Trotzdem auch bei ihnen die Bedeutung der Schale wesent-

lich modificirt ist, bleibt doch die Kammerung erhalten (Belemniten), und sie schwindet erst, wenn die Rückbildung der Schale den höchsten Grad annimmt (horniger Schulp der Dibranchiaten). Einen ähnlichen Vorgang möchten wir auch bei den Ahnen der Argonauta voraussetzen, und demnach deren Schale, die nur dem Weibchen zukommt und dem Männchen gänzlich fehlt, für eine Neubildung ansprechen.[1])

Der einzige mit äusserer Schale versehene Cephalopode, dessen Embryologie vorläufig zugänglich ist, erweist sich somit als ungeeignet, die Frage nach der Bedeutung der Schalendrüse zu lösen; es bleibt uns daher nur das embryologische Material der mit inneren Schalen versehenen Formen.

Da die als Schalendrüse bezeichnete Einstülpung den ganzen Schulp, also auch die dem Rostrum der Belemniten entsprechenden Theile absondert, und da diese Theile zu der ursprünglichen (Ammoniten- oder Nautilus-) Schale erst hinzugekommen sind, so ist es unzweifelhaft klar, dass die Einstülpung mindestens zum Theil der Manteltasche gleich zu setzen ist, welche die innere Schale beherbergt. Das ausserordentlich frühe Auftreten der Einstülpung deutet aber darauf hin, dass auch bei den Cephalopoden wie bei den übrigen Mollusken die ursprüngliche Schale einer Schalendrüse ihren Ursprung verdankt. Wenn sich dies so verhält, könnte man annehmen, dass die Schalendrüse im Laufe der Entwicklung mit jener secundären Manteltasche in Verbindung getreten sei. Die Lage der primitiven Einstülpung lässt sich mit dieser Vermuthung sehr wohl vereinigen. Eine genügende Beantwortung dieser Frage wird man freilich erst durch die Bildungsweise der Schale bei den recenten Formen mit äusserer Schale, bei Spirula, und vor Allem bei Nautilus erwarten dürfen. Da die erstere dieser beiden Formen sich den Decapoden eng anschliesst und von der letzteren durch die Untersuchung der Ovarien (Owen No. 33) bekannt ist, dass sie, wie die übrigen Cephalopoden, grosse dotterreiche Eier besitzt, so erscheint die Annahme nicht besonders gewagt, dass sich auch bei ihnen im Allgemeinen ähnliche Entwicklungsvorgänge wie bei diesen abspielen, und dass im Besonderen auch die Anlage der Schale ähnliche Verhältnisse wie dort aufweisen möge.

C. Die Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane der Cephalopoden (Geruchs-, Gehör- und Gesichtsorgan) zeigen in ihrer Entwicklung grosse Uebereinstimmung. Sie legen sich alle drei als Einstülpungen des Ectoderms an. Diese einfache Gestaltung einer blossen Ectodermeinstülpung bewahren die Geruchsorgane zeitlebens, während das Gehörorgan und besonders das Auge später vom Ectoderm ganz oder doch theilweise abgetrennt werden und eine hohe Ausbildung erreichen. Doch kann auch hier der Zusammenhang mit dem Ectoderm durch besondere Vorrichtungen (so beim Gehörorgan) oder durch Persistiren der ursprünglichen Einstülpungsöffnung selbst gewahrt bleiben, welcher letztere Zustand durch das Auge von Nautilus repräsentirt wird.

[1]) Unter den Octopoden soll Cirroteuthis einen Schulp besitzen, der den übrigen Octopoden fehlt. Leider ist die Natur dieses Gebildes nicht recht sicher festgestellt. Ist es ein wirklicher Schulp, so würde er gewiss wie bei den Decapoden von der Schalendrüse aus entstehen, und man würde annehmen dürfen, dass auch Formen wie Octopus und Argonauta, welchen eine Schalendrüse zukommt, früher rudimentäre Schalen besessen haben. Dann würde eine Homologisirung des Argonautengehäuses mit einer echten Cephalopodenschale auch schon dadurch wegfallen.

Das Geruchsorgan.

Im Gegensatz zu den Augen und Gehörbläschen treten die Geruchsorgane erst spät am Embryo auf. Bei Sepia, wo dieselben von Zernoff (und früher von Kölliker) beobachtet wurden, erscheint erst zu der Zeit, wenn schon sämmtliche Arme, der Trichter und die Chromatophoren gebildet sind, hinter jedem Auge ein rundlicher Höcker. Indem sich die Ränder desselben erheben und sodann gegen die Mitte hin neigen, kommt eine Einstülpung des Ectoderms zu Stande, welche zunächst ein ziemlich flaches, sackförmiges Gebilde darstellt, dessen Boden stark verdickt ist, während die Decke aus einer dünneren Zellenlage besteht. Die Riechgrube bleibt durch eine weite Mündung nach aussen geöffnet.

Die Ectodermzellen nehmen zunächt am Boden des Organs die Gestalt der spindelförmigen, in ein steifes Haar ausgehenden Sinneszellen an, die bei Eledone allein in dem Riechorgan zwischen den Epithelzellen angetroffen werden, während bei Sepia und Loligo ausserdem die stark in die Länge gestreckten Epithelzellen mit beweglichen Flimmerhaaren bedeckt sind. Später vertieft sich das Organ und nimmt die Taschenform an, welche es gewöhnlich beim ausgebildeten Thier zeigt.

Die Papillen, die bei Argonauta an Stelle der Riechgrübchen vorhanden sind, setzt Kölliker den Höckern gleich, welche bei anderen Cephalopoden ontogenetisch der Einstülpung vorausgehen, und hält sie somit für einen niederen Entwicklungszustand des Geruchsorgans.

Den Geruchsorganen (Osphradien), welche wir bei den übrigen Mollusken, speciell bei den Gastropoden, kennen lernten, können die besprochenen Organe der Cephalopoden nicht entsprechen, da sich jene neben den Kiemen finden und derartige Osphradien bei Nautilus ebenfalls noch vorhanden sind.

Das Gehörorgan.

Das Auftreten der sog. Hörbläschen ist bei den meisten der auf ihre Entwicklung untersuchten Formen beobachtet worden, und es wurde auch hier bereits verschiedentlich angemerkt (vgl. Fig. 656—658 pag. 1112, Fig. 662 pag. 1120, 666 pag. 1125 und Fig. 668 pag. 1128). Schon Kölliker beschäftigte sich eingehend mit ihrer (späteren) Bildung und sie wurden dann von Ray Lankester und besonders von Grenacher genau studiert.

Die Lagerung der Otocysten am Embryo ist aus jenen Figuren zu ersehen. Sie werden als Einsenkungen des Ectoderms gebildet (Fig. 681 *A*), welche sich allmählich vertiefen und zu den bläschenförmigen Gebilden umgestalten (Fig. 681 *B* und *C*). Die Einstülpungsöffnung schliesst sich nicht direct, sondern sie geht in ein schlauchförmiges Gebilde über, welches an dieser Stelle am Hörbläschen entsteht (*B* und *C*). Dieser schon von Kölliker beschriebene und nach ihm (von Grenacher) als Kölliker'scher Gang bezeichnete Anhang scheint anfangs mit der Aussenwelt zu communiciren, soll aber später von der Oberfläche abgeschnürt werden und blind enden. Das Innere des schlauchförmigen Anhangs kleidet sich mit Wimpern aus, welche gegen die Oeffnung des Hörbläschens zu gerichtet sind und lebhaft schlagen. Dieser Anhang wurde auch beim ausgebildeten Thier aufgefunden. Balfour vergleicht ihn mit dem Recessus vestibuli der Wirbelthiere, jenem blinden Anhang der

primitiven Hörblase, welche ihrer früheren Verbindung mit der Einstülpungsstelle entspricht.

An der Wand des Hörbläschens, welches der Einmündungsstelle des Kölliker'schen Ganges ungefähr gegenüber liegt, verdickt sich das Epithel zur Bildung einer Crista acustica, und hier findet sodann die Ausscheidung des bohnenförmig oder rundlich gestalteten Otolithen statt (Fig. 681 *D*).

Ihre weitere Ausbildung erhalten die Hörbläschen durch fernere Differenzirung der Crista acustica, welche letztere sich eine weite Strecke an der Wand des Hörbläschens ausdehnt. In regelmässiger Weise angeordnete Zellen der Crista strecken sich in die Länge, und ihr inneres freies Ende löst sich zu einem Besatz feiner Härchen auf. So entstehen die Sinnesepithelien, welche die von Kowalevsky und Owsjannikow beschriebene Gehörleiste (und wahrscheinlich auch die erst später zur Ausbildung kommende Gehörplatte) zusammensetzen. In Verbindung mit dem in Bildung begriffenen Sinnes-Endapparat glaubte Grenacher in Form eines zarten fibrillär gestreiften Stranges auch den Nerven zu erkennen, welcher Ausläufer zu den Zellen abgab.

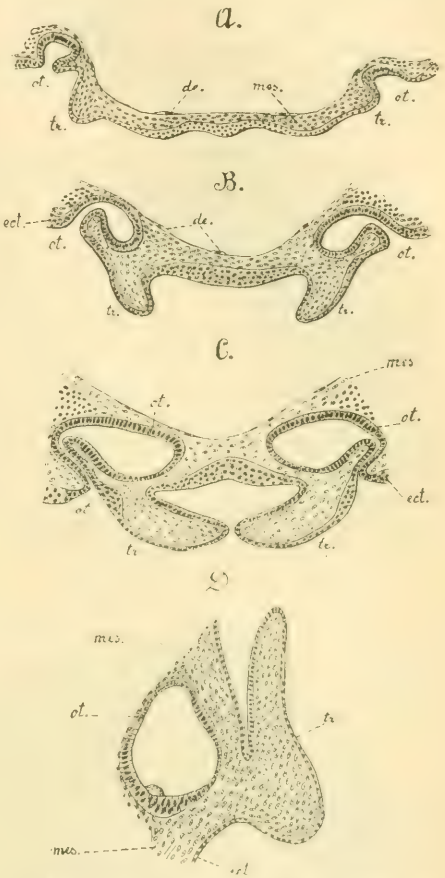


Fig. 681. *A—D* Schnitte durch die Trichtergegend verschieden alter Embryonen von Loligo vulgaris (Original).

A—C sind Querschnitte, *D* ein Sagittalschnitt. Die Bilder sind etwas schematisirt. Der Dotter wurde weggelassen.

de Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm, *ot* Otocyste, *tr* Trichterfalten.

Während der geschilderten inneren Ausbildung der Hörbläschen veränderten dieselben ihre Lage, indem sie allmählich von den Seiten her unter den Trichter rückten (Fig. 681 *A—C*), wo sie sich in enger Berührung mit den Ganglien finden (Fig. 673 *ot*, pag. 1136 und 683 *ac*). Sie sind jetzt äusserst umfangreich. Schliesslich drängen sie sich direct an einander und platten sich gegenseitig etwas ab, wie bei den Grenacher'schen Embryonen und bei Sepia beobachtet wurde. Sie senken sich dann in zwei runde Höhlungen des Kopfknorpels ein, welche Lagerung sie auch beim ausgebildeten Thier zeigen.

Die Augen.

Eingehende Studien über die Entstehung der Cephalopodenaugen sind besonders von Grenacher (No. 14), Ray Lankester (No. 29) und Bobretzky (No. 4) angestellt worden.

Ueber die Orientirung der Augenanlagen am Embryo geben die Figuren 655—669 pag. 1110ff. Auskunft. In Verbindung mit jenen umfangreichen Vorwulstungen am Embryo, welche den beiden Augen entsprechen, nehmen diese selbst als weite, ziemlich flache Einsenkungen des Ectoderms ihren Ursprung (Fig. 682). Der Boden dieser Einsenkung verdickt sich bald erheblich, und er wird von dem gegen die Mitte hin vorwachsenden Rand überdeckt (Fig. 682 *B*). So kommt ein Bläschen mit dünner äusserer und verdickter innerer Wandung zu Stande, welches durch eine kleine Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Die innere Wand dieser Blase liefert später die Retina, die äussere Wand einen Theil der Linse und des Ciliarkörpers.

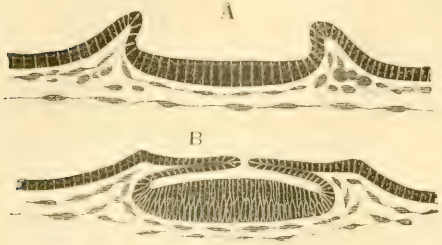


Fig. 682. Querschnitte zweier verschiedener Stadien der Augen von Loligo (nach Ray Lankester aus Balfour's Handbuch). Das Ectoderm ist dunkel gehalten.

Es ist von grossem Interesse, dass dieses Entwicklungsstadium des Auges bei einem Cephalopoden, nämlich bei Nautilus, zeitlebens erhalten bleibt. (Fig. 685 *A*.) Das ausgebildete Auge von Nautilus entspricht der primitiven Augenblase, deren Höhlung von der Retina, dem umgewandelten Ectoderm, ausgekleidet wird und durch eine Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. In Folge dieses Verhaltens wird

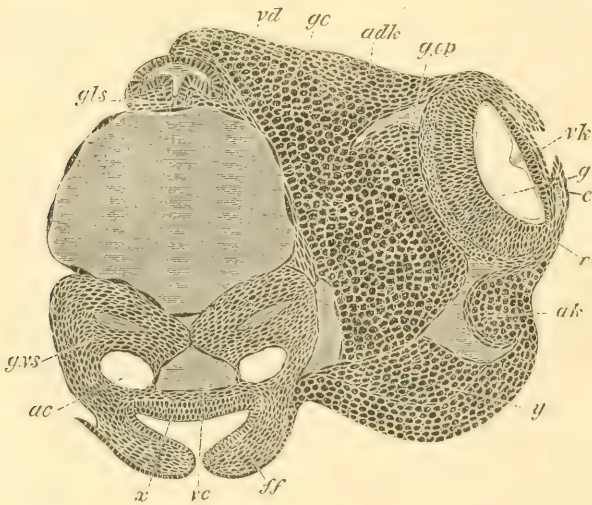


Fig. 683. Querschnitt durch den Kopf eines älteren Embryos von Loligo (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).
ac Otolithenblase, *adk* Augenknorpel, *ak* und *y* Seitenknorpel und weisser Körper, *cc* Iris, *ff* Trichterfalte, *gc* Cerebralganglion, *gm* Membrana limitans, *gls* Speicheldrüsengang, *g.op* Ganglion opticum, *g.vs* Visceralganglion, *rt* Retina, *v.c* Vena cava, *vd* Vorderdarm, *vk* Ciliarregion des Auges, *x* verdicktes Ectoderm am Trichterboden.

das Sinnesepithel direct vom Seewasser bespült, und sein ectodermaler Charakter tritt hierdurch recht deutlich zu Tage. Augen von ähnlicher primitiver Beschaffenheit lernten wir bereits bei einigen niederstehenden Gastropoden kennen (pag. 1067 Fig. 630).

Bei den dibranchiaten Cephalopoden erhebt sich das Auge auf eine weit höhere Stufe. Seine Ausbildung schreitet zunächst in der Weise fort, dass sich die primitive Augenblase schliesst und ihre Abschnürung vom Ectoderm erfolgt. Dann schieben sich zwischen letzteres und ihre äussere Wand Mesodermzellen ein, ein Vorgang, dessen Beginn schon in Fig. 682 *B* angedeutet ist. Nach erfolgter Abschnürung der Augenblase lässt sich dieses Stadium mit dem bleibenden Zustand der Gastropodenaugen vergleichen (Fig. 685 *B*).

Ueber der Augenblase erhebt sich nunmehr eine Ringfalte, wodurch eine Einsenkung zu Stande kommt, welche jener primitiven Augengrube stark ähnelt (Fig. 683). Ungefähr gleichzeitig mit diesem Vorgang begann an der Innenfläche der äusseren Augenblasenwand die (cuticulare) Abscheidung eines zapfenförmigen Gebildes (Fig. 683), welches die erste Andeutung der Linse darstellt. Eine Vergrösserung dieser Anlage erfolgt durch Ablagerung von concentrischen Schichten (Fig. 684 *A*).

Die Linse des Cephalopodenauges wird nicht nur von der äusseren Wand der primitiven Augenblase geliefert, sondern an ihrer Bildung betheiligt sich ausserdem der Boden jener zweiten über der Augenblase entstandenen Einstülpung (Fig. 683). Von ihr aus wird ein vorderes, allem Anschein nach kleineres Segment der Linse gebildet (Fig. 684 *A* und *B*). Die früher über der Linse gelegenen Zellschichten werden dabei allmählich aufgebraucht (Fig. 683 und 684).

Die primitive Augenblase und die darüber liegende Einstülpung liefern auch den Ciliarkörper, indem die nach aussen gerichtete Wand der ersteren und der Boden der letzteren zu dessen Bildung zusammentreten (Fig. 684 *A* und *B*). Das zwischen diesen beiden ectodermalen Zellschichten vorhandene Mesoderm gibt wohl der Muskulatur des Ciliarkörpers ihren Ursprung. Der vordere oder äussere Theil jener Einstülpung (oder besser Falte) wird zur Iris des Cephalopodenauges (Fig. 684 und 685). Mesodermelemente sind auch in diese vordere Falte in Menge eingedrungen.

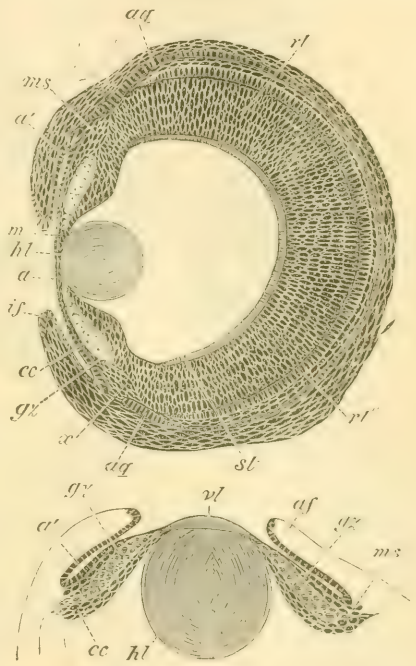


Fig. 684. Schnitte durch verschiedene Stadien des Auges von Loligo (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

a und *a'* das Epithel der vorderen Augenkammer, *af* Irisfalte, *aq* äquatorialer Augenknorpel, *cc* kleine Ectodermzellen des Ciliarkörpers, *gz* grosse Zellen des Ciliarkörpers (*m*), *hl* innere Parthie der Linse, *if* Irisfalte, *ms* Mesodermgewebe des Ciliarkörpers, *rt* innere, *rt'* äussere Schicht der Retina, *st* Stäbchen, *vl* vordere Parthie der Linse.

Indem nun das soweit ausgebildete Auge nochmals von einer Ringfalte überwachsen wird, kommt die Cornea zu Stande (Fig. 685 *C*). Diese Falte gelangt bei vielen Cephalopoden (den Oigopsiden) nicht

zum Schluss, sondern die Cornea behält eine, oft ziemlich weite Oeffnung, durch welche das Seewasser in die vordere Augenkammer eindringen kann, während bei anderen Tintenfischen (den Myopsiden unter den Decapoden und bei den Octopoden) die Cornea bis auf eine minimale Oeffnung verwächst oder zu völligem Schluss gelangt, so dass dann eine Communication der vorderen Augenkammer mit dem Meerwasser nicht mehr stattfindet. Eine abermalige Faltenbildung in der Umgebung des Auges lässt das bei einigen Cephalopoden (besonders bei den Octopoden) auftretende Augenlid entstehen (Fig. 685 *C*, *Int.*[4])

Man sieht aus dem geschilderten Entwicklungsgang des Cephalopodenauges, dass dasselbe eine grosse Vollkommenheit in seiner Ausbildung

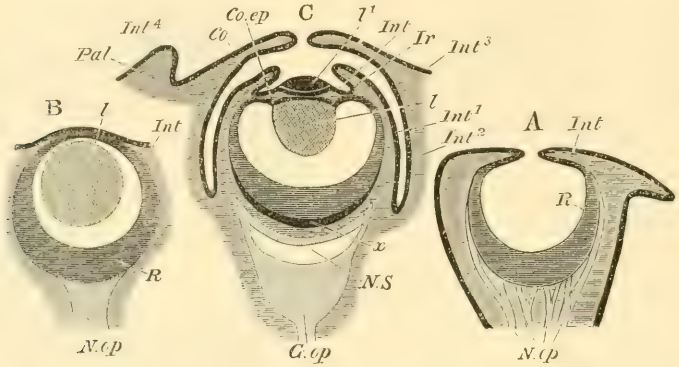


Fig. 685. Schematische Darstellung der Augen von Nautilus (*A*), eines Gastropoden (*B*), eines oigopsiden Cephalopoden (*C*) (nach Grenacher aus Balfour's Handbuch).

Co Cornea, *Co.ep* Epithel des Ciliarkörpers, *G.op* Ganglion opticum, *Int*—*Int*⁴ Integument (Ectoderm), *Ir* Iris, *l* Linse, *l*¹ äusserer Abschnitt der Linse, *N.op* Nervus opticus, *N.S* Nervenschicht der Retina, *Pal* Augenlid, *R* Retina, *x* äussere Schicht der Retina.

erreicht, wie dies übrigens schon vom ausgebildeten Auge zur Genüge bekannt ist.

D. Das Nervensystem.

Das Nervensystem wurde von den Forschern, welche seine Entstehung genauer untersuchten, in übereinstimmender Weise auf das Mesoderm zurückgeführt (Ray Lankester, Ussow, Bobretzky). Neuerdings hat Vialleton auch die Bildung des Nervensystems studiert und gefunden, dass die Ganglien durch Verdickungen der Aussenschicht gebildet werden; aber diese Verdickungen liefern zugleich mesodermales Gewebe. Andere ähnliche Verdickungen des Ectoderms sind hauptsächlich Bildungsherde des Mesoderms[1]). Sonach ist auch bei dieser Auffassung kein scharfer Unterschied zwischen dem in Bildung begriffenen centralen Nervensystem und dem Mesoderm vorhanden. Demgegenüber muss betont werden, dass auch bei den Cephalopoden wie bei den übrigen Mollusken das Nervensystem rein ectodermalen Ursprungs ist (Korschelt No. 25).

[1]) Man vgl. hierzu auch weiter unten pag. 1157.

Das Cerebralganglion entsteht in Form einer Ectodermverdickung über der Anlage des Vorderdarms. Bevor sich der letztere einsenkt, wird das Ectoderm über dieser Gegend mehrschichtig (Fig. 671 *D*, *ect.* pag. 1133). Anfänglich noch dünn, erreicht diese Ectodermschicht bedeutendere Stärke, wenn sich erst der Vorderdarm eingestülpt hat. (Fig. 686 *A*, *cg*). Es bildet sich hier eine voluminöse Ganglienmasse, welche aus zwei durch eine anfangs breite, später schwächer werdende

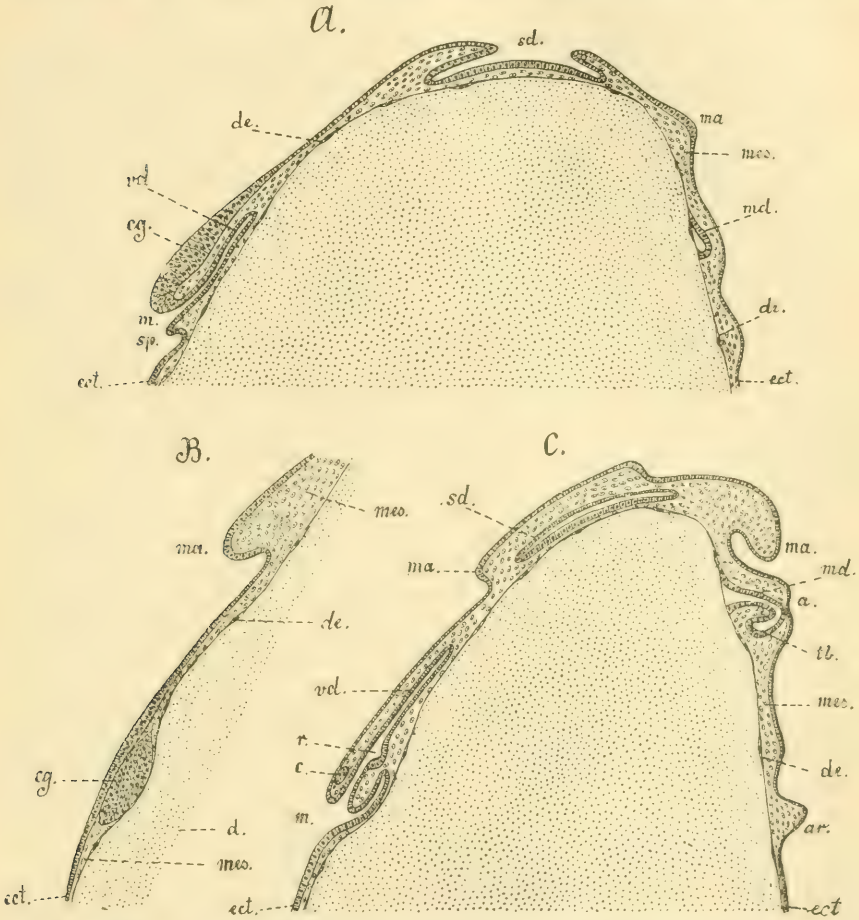


Fig. 686. *A—C* Sagittalschnitte durch verschieden alte Embryonen von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).

Der Schnitt der Figur *B* ist neben dem Munde geführt.

a Gegend des Afters, *ar* Armanlage, *c* Cerebralcommissur, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *m* Mund, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm (nur angedeutet), *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *vd* Vorderdarm.

Commissur verbundenen Parthien, den beiden Hälften des Cerebralganglions, besteht. Dieselben lösen sich aus der Verbindung mit der oberflächlichen Ectodermschicht und erscheinen im Sagittalschnitt (Fig. 686 *B*) als spindelförmige Körper. Das Ectoderm stellt an der Bildungs-

stätte der Cerebralganglien (über dem Munde) nunmehr wieder eine dünne Zellschicht dar (Fig. 686 *B* und *C*). Im Medianschnitt erkennt man hier die Cerebralcommissur (*c*).

Die paarige Anlage des Cerebralganglions ist schon früher beobachtet worden (von den oben genannten Forschern, sowie von Grenacher. Durch bedeutende Massenzunahme der beiden Ganglien verschmelzen dieselben schliesslich mit einander. In Folge der Wachsthumsprocesse erfährt das Cerebralganglion gegenüber dem Munde eine auffällige Lagenveränderung (Fig. 673 pag. 1136).

Ebenfalls als massige Verdickung des Ectoderms der Kopfparthie werden die **Augenganglien** gebildet. Sie stehen mit der zum Cerebralganglion werdenden Ectodermverdickung in directer Verbindung und schieben sich bald unter die Augenblase ein, welcher Vorgang offenbar zu der Angabe der Autoren führte, das Ganglion opticum entstehe nach innen von der Augenblase aus dem dort gelegenen mesodermalen Zellenmaterial. Das Ganglion opticum zeigt schon bald eine innige Verbindung mit der Augenblase, die jedenfalls zur Bildung des Sehnerven führt.

Wie die übrigen Ganglien sollten auch **die Pedal- und Visceralganglien** durch Differenzirung der zwischen Ectoderm und Darmcanal gelegenen Zellenmasse ihren Ursprung nehmen. In Wirklichkeit entstehen sie durch Ectodermverdickungen an den ventralen Parthien des Embryos. Ebenso wie das Cerebralganglion setzt sich auch das Visceral- und Pedalganglion aus zwei getrennt entstehenden Theilen zusammen. Die beiden Zellenhaufen, welche das erstere liefern, liegen hinter dem Hörbläschen, die des Pedalganglions vor demselben (Bobretzky, Ussow Fig. 673 pag. 1136).

Im Laufe der Entwicklung nähern sich die genannten drei Ganglien einander allmählich mehr und mehr und rücken mit dem Schwinden des Dottersackes gegen den Vorderdarm, wo sie sich schliesslich in der Weise vereinigen, dass Visceral- und Pedalganglion mit einander verschmelzen, und dadurch die untere Schlundmasse bilden, während diese sich mit dem Cerebralganglion nur durch eine breite hintere und eine schmale vordere Commissur verbindet.

An der unteren Schlundmasse wird der vordere, etwas mehr abgesetzte Abschnitt, in welchen jene schmale Commissur einmündet, als Brachialganglion unterschieden. Dieser Theil differenzirt sich zu einer Zeit vom Pedalganglion, wenn dieses noch nicht mit dem Visceralganglion verschmolzen ist (Pelseneer). Nach demselben Autor, welcher damit Bobretzky's Beobachtung bestätigt, sollen auch die Buccalganglien auf ähnliche Weise ihren Ursprung nehmen, indem sie sich von dem Cerebralganglion abschnüren und nach vorn rücken, während Ussow angibt, dass sie sich in analoger Weise wie die Hauptganglien isolirt anlegen und sich erst später mit diesen vereinigen. Die gleiche Entstehungsweise vertritt Ussow auch für das Ganglion splanchnicum und die Ganglia stellata.

Die Ganglien machen sich dadurch als solche leicht erkennbar, dass schon bald nach ihrem Auftreten die Differenzirung einer zelligen Aussenschicht und einer centralen Fasermasse in ihnen erfolgt.

Die Verbindung der Ganglien mit den Sinnesorganen und den peripheren Theilen des Körpers geht erst etwas später vor sich, und zwar nimmt Ussow an, dass sich Zellen derselben Schicht, aus welcher die Ganglien hervorgingen, in die Länge strecken und so die Nervenfasern liefern, ähnlich wie es auch für die Gastropoden angegeben wurde (pag. 1063).

Die Auffassung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems ist nicht allgemein diejenige, welche in Obigem angenommen wurde. So hat man den vorderen Theil der unteren Schlundmasse, das Brachialganglion, als einen Theil des Cerebralganglions angesehen, welches sich durch starke seitliche Ausbreitung seines vorderen Abschnittes schliesslich bis unter den Oesophagus erstreckte, hier in der Mittellinie verschmolz und dann diesen vorderen Theil bis auf eine verbindende Commissur von sich abschnürte (v. Jhering, Grobben No. 16). Zu dieser Auffassung wurde man hauptsächlich durch die Innervirungsverhältnisse geführt.

Vom Brachialganglion werden die Arme mit Nerven versorgt; es sollen aber einige dieser Nerven nicht im Brachialganglion wurzeln, sondern durch die vordere Commissur hindurch in das Cerebralganglion treten (Diell No. 10). Daraus und aus den bei Nautilus sich findenden Verhältnissen hat man auf eine Zugehörigkeit des Brachialganglions zum Gehirn geschlossen. Bei Nautilus entspringen die Tentakelnerven grösstentheils von demjenigen Theil des mittleren Schlundringes, welchen man als Pedalganglion deuten könnte, zum Theil aber liegt ihr Ursprung noch oberhalb der Wurzel des Sehnerven, so dass sie sich dadurch als Gehirnmasse zu erkennen geben. Jener als Pedalganglion gedeutete Theil des mittleren Schlundringes müsste dann ebenfalls zum Cerebralganglion gerechnet werden, da man nicht eine Anzahl von Tentakelnerven als Hirnnerven und die anderen als Pedalnerven ansprechen kann.

Die ganze Frage ist von Wichtigkeit wegen der Auffassung der Arme, welche man bei dieser Innervirung vom Gehirn aus als Kopfanhänge zu betrachten hätte, während sie als Theile des Fusses anzusehen wären, wenn ihre Nerven vom Pedalganglion stammten. Es sind in neuerer Zeit einige entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Gründe gegen die erstere und zu Gunsten der letzteren Auffassung geltend gemacht worden. Zunächst bildet sich nach Pelseneer, wie schon erwähnt, das Brachialganglion durch Abschnürung vom Pedalganglion, steht also keineswegs zum Cerebralganglion in der früher vermutheten innigen Beziehung.

Bevor die Abtrennung des Brachialganglions vom Pedalganglion stattfand, zog von der vorderen Parthie des (primitiven) Pedalganglions ein nervöser Strang zu den Armen hin, während sich ein ähnlicher Strang von der hinteren Parthie des Ganglions zum Trichter begab. Letzterer, dessen pedale Natur kaum angezweifelt wird, empfängt also nach Pelseneer's Darstellung in dieser frühen Zeit seine nervösen Elemente von demselben Ganglion, welches auch die Arme damit versorgt.

Ein weiterer Grund für die Pedalnatur der Arme muss darin gefunden werden, dass nach der Angabe von Jatta (No. 18) die Armnerven im Pedalganglion wurzeln, dass also ein Uebergang derselben in das Cerebralganglion nicht stattfindet. Pelseneer weist ferner mit Recht darauf hin, dass die Arme ihrer Entstehung nach sich sämmtlich als ventrale Gebilde (auch durch die Art ihrer Innervirung) documentiren und dass die dorsalen Arme erst im Laufe der Entwicklung diese Lage annehmen (vgl. oben pag. 1119). Erst mit der Verlagerung der Arme nach vorn und theilweise nach der Dorsalseite macht auch die sie innervirende, ursprünglich dem Pedalganglion angehörende Parthie des centralen Nervensystems eine Verschiebung in dorsaler Richtung durch (Pelseneer No. 38). Von Bedeutung für diese Frage dürften auch J. Steiner's physiologische Versuche sein (Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1890), welche bei Zerstörung des Pedalganglions eine Lähmung der Arme ergaben und letztere somit als dem Bereich des Fusses zugehörig erscheinen liessen.

Alles dies spricht sehr dafür, dass man in den Armen nicht, wie es von vornherein scheint, Kopfanhänge zu sehen hat, sondern sie eher als stark modificirte Theile des Fusses betrachten muss (vgl. hierzu auch pag. 1176).

E. Das Knorpelskelet.

Die einzelnen Theile des Knorpelskeletes werden von den Autoren (Metschnikoff, Ussow) als ectodermale Bildungen hingestellt, welche allmählich ins Innere verlagert werden. Nach dem, was wir aus Bobretzky's bildlicher Darstellung über die Entstehung des Augenknorpels entnehmen können, scheint diesen zuerst überraschenden Bildungsmodus der Knorpel zu bestätigen. Man sieht vor jedem Auge das Ectoderm in eine starke Verdickung übergehen, welche in Folge der früher bei der Entstehung des Auges beschriebenen Faltenbildung mehr nach innen zu liegen kommt. Wenn auch jene Abbildungen überzeugend scheinen, so müssen wir dennoch der Vermuthung Raum geben, dass vielleicht doch eine Abgrenzung der oberflächlichen Zelllage von jener Verdickungsschicht constatirt werden könnte und diese letztere dann dem Mesoderm zuzurechnen wäre.

F. Die Kiemen.

Die Kiemen sahen wir beim Embryo als papillenförmige Erhebungen vor dem Mantel neben der Aftergegend auftreten (656 *C* und *D*, *k* pag. 1112) und allmählich vom Mantel überwachsen werden (Fig. 657 und 658 *B* pag. 1114 ff.). Sie kamen dadurch in die Mantelhöhle zu liegen (Fig. 660 *A* und 661 *k*). Schon vorher platteten sie sich ab, und auf ihren Flächen entstanden Faltungen, durch welche die zweireihig gefiederte Kieme zu Stande kam, wie sie für so viele Mollusken charakteristisch ist (vgl. pag. 966 und 1076).

Die Entwicklung der Kiemen ist von Joubin sehr eingehend an Sepia studiert worden (No. 20). Sie besteht weiterhin in einer abermaligen Faltung der durch den ersten Faltungsprocess gebildeten Blättchen, und indem dieser Process sich nochmals wiederholt, erleiden auch die secundär entstandenen Blättchen wiederum eine Faltung, so dass dadurch die ziemlich complicirte, aus drei auf einander senkrechten Faltensystemen bestehende Kieme zu Stande kommt, wie sie den Cephalopoden eigen ist.

Nach Joubin bildet das Mesoderm das treibende Moment in der Entwicklung der Kiemen und bedingt durch seine starke Vermehrung das Wachsthum und die Formveränderungen derselben. Die noch papillenförmige Kiemenanlage setzte sich aus der oberflächlichen Ectodermschicht und einem massigen Mesoderm zusammen (Fig. 674 *k* pag. 1137). Auch die junge, noch wenig differenzirte Kieme ist dicht von Mesodermgewebe erfüllt, in welchem dann später in gewöhnlicher Weise durch Auseinanderweichen der Zellen die Hohlräume der Blutgefässe gebildet werden. Nur die stärkeren Gefässe erhalten bald eine besondere Wandung. Das in der Axe der Kiemen (Mittellamelle) gelegene zuführende (venöse) und abführende (arterielle) Gefäss kommen mit den Hauptblutgefässen im Körper in Verbindung, und zwar soll das abführende Gefäss jeder Kieme an seiner Basis zur Bildung je eines Vorhofes Anlass geben. Bei anderen Mollusken sahen wir die Bildung der Vorhöfe vom Cölomsack aus erfolgen, ähnlich wie diejenige des Ventrikels. Vorsicht wird also bezüglich der vorliegenden Angaben geboten sein.

G. Die mesodermalen Bildungen.

Die Entstehung des Mesoderms und der aus ihm hervorgehenden Organe ist bei den Cephalopoden noch recht unvollkommen bekannt, so dass wir dieses Capitel ziemlich rasch absolviren können. Wir werden uns hier hauptsächlich an die älteren Untersuchungen von Bobretzky und Ussow zu halten haben, und müssen verschiedentlich auf die Verhältnisse im ausgebildeten Zustand Bezug nehmen.

Bezüglich der ersten Anlage des Mesoderms wurde schon früher berichtet, dass es in jener peripheren Verdickung der Keimscheibe (Fig. 652—654 pag. 1105 ff. und Fig. 671 pag. 1133) mit enthalten ist und nach Differenzirung des Entoderms zwischen diesem und dem Ectoderm liegt. Anfangs bildet es also eine ringförmige Verdickungsschicht, die sich dann sowohl nach der Mitte der Keimscheibe, als auch nach dem Rande ausbreitet.

Es gewinnt somit einen ganz bedeutenden Umfang gegenüber den beiden anderen Schichten (Ectoderm und Entoderm, Fig. 671 und 672).

Nach Vialleton's schon erwähnter Auffassung erfolgt eine Abspaltung mesodermaler Theile von der Aussenschicht auch noch dann, wenn nach der hier gegebenen Darstellung die Keimblätter längst differenzirt sind. Auch in weit späteren Stadien, wenn die Organe bereits angelegt und zum Theil schon weit ausgebildet sind, findet noch eine derartige Lieferung von Zellenmaterial durch das Ectoderm statt. Vialleton vergleicht diesen Vorgang mit dem besonders von Kleinenberg für die Anneliden beschriebenen Bildungsmodus des „Mesoderms" (vgl. pag. 194) und will diesem letzteren ebenfalls nicht den Werth eines gesonderten Keimblattes zuerkennen. Eine derartige Auffassung lässt sich gerade bei den Cephalopoden noch am ehesten verstehen, bei denen die Verhältnisse der Keimblätterbildung offenbar durch den grossen Dotterreichthum der Eier stark beeinflusst werden und wie verwischt erscheinen, doch dürfen wir nach unseren früheren Ausführungen über die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems auch bezüglich des Mesoderms noch eine weitere Klärung dieser Verhältnisse erwarten.

Bei den Cephalopoden, besonders Nautilus, und den Decapoden ist **die secundäre Leibeshöhle (das Cölom)** sehr wohl entwickelt und umgibt das Herz mit den zu- und abführenden Gefässen, die Kiemenherzen, die Pericardialdrüse, die Geschlechtsorgane und den Magen, also eine ganze Reihe voluminöser Organe (Grobben No. 15). Die letztgenannten beiden Organe liegen in dem hinteren Abschnitt der Leibeshöhle, welcher von einem vorderen Abschnitt durch ein Septum unvollkommen geschieden wird.

Bei den Octopoden tritt die Leibeshöhle bedeutend zurück und wird nur durch ein System enger Kanäle repräsentirt, welches früher als Wassergefässsystem angesprochen wurde. Entsprechend dieser geringen Entwicklung finden sich Herz, Kiemenherz und Magen nicht mehr vom Cölom umgeben. (Grobben).

Bei dem besonders primitiven Verhalten des Cöloms der Cephalopoden sollte man auch ein deutliches Hervortreten der Cölomsäcke in der Entwicklung erwarten. Doch scheinen in dieser Beziehung die oben besprochenen Verhältnisse der Mesodermbildung von ungünstigem Einfluss zu sein. Allerdings ist von einer Spaltung des Mesoderms in ein somatisches und splanchnisches Blatt gesprochen worden (Ussow), doch ist diese Spaltung in den Ergebnissen anderer Untersucher nicht zu erkennen und führt jedenfalls nicht zur Bildung von Cölom- oder Pericardialsäcken, wie wir sie bei den Gastropoden kennen lernten und bei dem im fertigen Zustand wohl ausgebildeten

Cölom der Cephalopoden jedenfalls erwarten dürften. Uebrigens spricht Verschiedenes dafür, dass ähnliche Bildungen sich auch für die Cephalopoden herausstellen werden, wie hier nur nebenbei erwähnt sein soll.

Die Nieren zeigen bei den Cephalopoden dasselbe ursprüngliche Verhalten, wie bei anderen Mollusken, indem sie sich in das Cölom öffnen. Sie werden bei den Octopoden durch zwei symmetrisch gelegene Säcke repräsentirt, welche sich bei den Decapoden zu einem gemeinsamen Sack vereinigen. Die Nierensäcke münden durch die Ureteren beiderseits vom After nach aussen.

Eine Vergleichung der Cephalopodenniere mit den Nephridien der segmentirten Formen schien deshalb ganz besonders nahe zu liegen, weil bei Nautilus zwei Paare von Nierensäcken vorhanden sind, von denen jedes mit besonderer Oeffnung nach aussen mündet. Einem dieser Paare fehlen aber die Oeffnungen in das Cölom; somit erscheint ihre Bedeutung als echte Nephridien fraglich, und man muss vielmehr daran denken, dass sie sich nur von dem (ursprünglich allein vorhandenen) hinteren Nierenpaar aus gebildet haben. Diesen Vorgang hat man mit der Neubildung einer Kieme in Verbindung gebracht, wobei vorausgesetzt wurde, dass die Tetrabranchiaten (Nautiliden) von Zweikiemern herstammen (v. Jhering No. 19). Obwohl Nautilus zweifellos eine sehr alte primitive Form ist, so geht doch aus gewissen Merkmalen, wie z. B. der Rückbildung eines Geschlechtsausführungsganges hervor, dass diese Form bereits in bestimmter Richtung specialisirt ist, also zu dem ursprünglich einen Kiemenpaar ein zweites erworben haben könnte. Aehnliches würde dann für die Nieren gelten. Von den Kiemen wissen wir, dass sie gewöhnlich nur in einem Paar als typisch für die Mollusken gelten, also möchte auch für die Cephalopoden das Vorhandensein nur eines Kiemenpaares als das ursprünglichere Verhalten anzusehen sein Ebenso verhalten sich die Nieren.

Ueber die Entwicklung der Nieren ist bisher noch zu wenig Sicheres bekannt, als dass dieselbe wesentlich zur Aufklärung dieser Verhältnisse beitragen könnte. Durch Bobretzky wurde gezeigt, dass sich die Nieren bei Loligo als zwei an der posterodorsalen Fläche direct unter der Körperdecke gelagerte, von einander getrennte Säcke im Mesoderm anlegen und sich erst später vereinigen, sowie die nahe Beziehung zu den Venen annehmen, welche sie beim ausgebildeten Thier besitzen. Die innere Wand der Niere faltet sich dann sehr stark und liefert dadurch die als Venenanhänge bekannten traubigen Gebilde (Grobben.)

Auch **die Genitalorgane** sind bezüglich ihrer Entwicklung noch höchst unvollkommen bekannt. Die Geschlechtsdrüsen entstehen als Verdickungen des Pericardialepithels in der Nähe des Herzens (Bobretzky, Schimkewitsch). Diese primitive Beziehung zum Pericardium oder Cölom bewahren die Geschlechtsdrüsen zeitlebens, nur dass später durch eine Peritonealfalte eine (Genital-) Kapsel um sie gebildet wird, deren Höhlung aber bleibend mit der Leibeshöhle communicirt und demnach einen Theil der letzteren darstellt. (Brock, Grobben.) Mit der Kapsel stehen die Leitungswege in Verbindung.

Von den letzteren ist ein Paar vorhanden. Wenn nur ein Ausführungsgang vorkommt, wie bei den meisten Dibranchiaten, so ist dieses Verhalten als eine Rückbildung zu betrachten, wie durch die mit paarigen Eileitern versehenen Octopoden, durch den ebenso ausgestatteten Ommastrephes (einen Decapoden) und durch Nautilus bewiesen wird, welche letztere Form einen ausgebildeten und einen reducirten Eileiter aufweist.

Das geschilderte Verhalten der Geschlechtsausführungsgänge lässt dieselben als Nephridien erscheinen, und es würde somit abermals die Frage

auftauchen, ob die Cephalopoden zwei Paar Nephridien und damit eine, wenn auch nur unvollkommene Segmentirung besitzen. Nach dem, was wir von denjenigen Mollusken kennen lernten, welche im Ganzen ursprünglichere Verhältnisse als die Cephalopoden zeigen, erscheint eine derartige Auffassung keineswegs berechtigt. Diese besitzen keinerlei beweisenden Merkmale einer Segmentirung. Wir müssen daher an eine von Nephridien unabhängige Bildung der Ausführungsgänge oder aber an eine Abspaltung von Nephridien denken, können aber die Leitungswege nicht als selbstständige Nephridien auffassen.

Das Blutgefässsystem. Auch von diesem bei den Cephalopoden so vollkommen ausgebildeten Organsystem können wir leider nur berichten, dass seine Entwicklung noch recht wenig bekannt ist[1]); so begnügen wir uns mit einer kurzen Charakteristik der von seiner Entstehungsweise gegebenen Darstellungen.

Das arterielle Herz entsteht nach Bobretzky aus zwei sackförmigen Gebilden, welche zuerst als Hohlräume in dem massigen Mesoderm neben Darmanlage und Dottersack zum Vorschein kamen. Um sie ordnen sich die Zellen regelmässig an und die beiden so gebildeten Säckchen oder Blasen vereinigen sich sodann zur Bildung des Herzens. Von der Bildung der Vorhöfe wurde schon früher (pag. 1156) gesprochen.

Die Arterien treten als Kanäle im Mesoderm auf, an deren Begrenzung die Zellen eine regelmässige Anordnung gewinnen, und durch welche schon sehr früh in Folge der beginnenden Pulsation des Herzens das Blut getrieben wird. Nachdem die Vereinigung der beiden Säcke zum Herzen erfolgt ist, sollen sich gegen letzteres weiter von vorn her die beiden Pericardialsäcke erstrecken, um nunmehr erst das Herz in ähnlicher Weise wie bei anderen Mollusken in sich einzuschliessen (Schimkewitsch). An jenem Theil der Leibeshöhle, welcher das Herz beherbergt, stossen die Kiemenherzen an, welche ebenfalls vom Peritoneum überzogen werden. Aus letzteren entwickelt sich dort als Wucherung des Epithels die mit dem Kiemenherzen in Verbindung stehende und als Excretionsorgan gedeutete Pericardialdrüse (der sog. Kiemenanhang). Die Kiemenherzen sollen sich an der breiten Basis der Kiemen aus dem Mesoderm differenziren und das ganze venöse System, von dem besonders die Hohlvenen (zumal die vordere) am Embryo auffällig sind, entsteht aus lacunären Räumen im Mesoderm, welche sich theils zu eigentlichen Venen, theils zu unregelmässigen Blutsinusen umwandeln (Bobretzky).

Durch Vermehrung und Auswanderung von Zellen des Dotterepithels im hinteren Körpertheil lässt Schimkewitsh die Blutkörperchen entstehen, nimmt also für dieselben eine ähnliche Bildungsweise an wie für die Blutzellen der Arachniden, welche durch auswandernde Dotterzellen gebildet werden sollen (pag. 615). Wir enthalten uns vorläufig eines Urtheils über diese zum Theil nicht sehr wahrscheinlichen Angaben.

Chromatophoren, Unterhautgewebe, Muskulatur. Die unter dem Ectoderm gelegenen Schichten des Mesoderms bilden sich zu der sogenannten Faserschicht um, während die tieferen Schichten die Bindegewebs- und Muskelfasern der Cutis und jedenfalls auch die Muskeln der äusseren Organe liefern. Auch die Chromatophoren sollen nach ziemlich allgemeiner Auffassung hier ihren Ursprung nehmen, während neuerdings ihre Entstehung etwas anders dargestellt wird.

[1]) Bobretzky scheint die Ausbildung des Circulationsapparates genauer studiert zu haben, doch müssen wir uns bezüglich seiner russisch geschriebenen Arbeit leider auf die Deutung der Abbildungen und ein kurzes Referat im Anatom. Jahresbericht (Hofmann und Schwalbe 7. Bd. 1878) beschränken, was auch in Bezug auf die früheren Angaben gilt.

Das Auftreten der Chromatophoren ist bei den einzelnen Formen zeitlich sehr verschieden (vgl. Fig. 660 und 661 pag. 1119). Während sie beispielsweise bei Loligo erst spät zum Vorschein kommen, finden sie sich bei dem von Grenacher beschriebenen Cephalopoden bereits, wenn die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm noch nicht beendigt und Organe an demselben noch nicht angelegt sind (Fig. 665, pag. 1123). In letzterem Falle scheint also eine sehr frühe Differenzirung der betreffenden Mesodermschichten stattgefunden zu haben.

Die Chromatophoren sollen aus Mesodermzellen entstehen, welche sich von den umgebenden Zellen durch ihre Grösse auszeichnen und in deren Plasma sich bald Pigment einlagert (Girod No. 13). Sie erhalten später eine dicke Hülle; die in ihrer Umgebung gelegenen Zellen dehnen sich spindelförmig aus und verbinden sich mit der Chromatophorenzelle. So entsteht das bekannte Bild der in radiärer Anordnung mit der Chromatophorenzelle verbundenen (contractilen?) Faserbündel. Der Contractilität der letzteren schrieb man gewöhnlich die Gestaltsveränderungen der Pigmentzelle zu, welche den Farbenwechsel mit sich bringen, sah sie also für Muskelfasern an, während man andererseits der Pigmentzelle die Fähigkeit eigener Contraction zusprach, die Radiärfasern aber nur für bindegewebiger Natur hielt, und von ihnen annahm, dass sie die eigentliche Chromatophore nur in ihrer Lage erhalten (Girod).

Neuerdings ist übrigens die Entstehung der Chromatophoren anders dargestellt worden (Joubin No. 23). Danach sollen sich Ectodermzellen, die sich durch ihre Grösse vor den anderen besonders auszeichnen, durch eine trichterförmige Einsenkung in die Tiefe versenken. In der grossen, am Grunde der Einsenkung liegenden Zelle tritt eine Differenzirung des Protoplasmas, sowie später das Pigment auf. Sie verliert die Verbindung mit dem Ectoderm. Eine Anzahl von Mesodermzellen, die schon früher unter ihr regelmässig angeordnet zu bemerken waren und deren Zahl sich bald noch vermehrt, liefern die radiären Fasern, so dass also die Chromatophoren nach dieser Darstellung durch Zusammenwirken des äusseren und mittleren Keimblattes ihre Entstehung nehmen würden (Joubin).

Litteratur.

1. **Adams, A.** *Mollusca. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Samarang. London. 1848.*
2. **Appellöf, A.** *On skalets bildning hos Sepia officinalis. Öfversigt kongl. Vetenskaps. Akademiens Förlandlingar Stockholm No. 7. 1887.*
3. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Sépioles. Nouveaux mémoires de l'acad. roy. des sc. et belles lettres de Bruxelles. T. 14. 1841.*
4. **Bobretzky, N.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (russisch) Nachrichten v. d. k. Gesellsch. der Freunde der Naturw., Anthrop. u. Ethnogr. zu Moskau. T. 24. 1877.*
5. **Brock, J.** *Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
6. **Brock, J.** *Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. 6. Bd. 1880.*
7. **Brooks, W. K.** *The development of the Squid (Loligo pealii) Anniversary Memoirs of the Boston Society of nat. hist. publ. in celebration of the 50th. Anniversary of the society's foundation 1830. Boston 1880.*
8. **Bruce, A. T.** *Segmentation of the egg and formation of the germlayers of the Squid (Loligo pealii). Johns Hopkins University Circulars. Vol. 6, No. 54. 1886.*

9. **Chiaje, St. delle.** *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1823—1829. Vol. IV (2. Auflage. Vol. I Napoli 1841 bis 44).* [*Citate aus Poli u. Mad. Power, sowie Genaueres über die Schalenbildung von Argonauta bei Adams (No. 1), Ferrusac et d'Orbigny und P. Fischer: Manuel de Conchyliologie. Paris. 1887.*]

10. **Dietl, M. J.** *Unters. über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere etc. Sitz.-Ber. k. Akad. Wien. 77. Bd. 1878.*

11. **Fol, H.** *Note sur le développement des Mollusques Ptéropods et Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén T. III. 1874.*

12. **Girod, P.** *Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Arch. de Zool. exp. gén. T. 10. 1882.*

13. **Girod, P.** *Recherches sur la peau des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gen. 2 sér Vol. 1. 1883.*

14. **Grenacher, H.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

15. **Grobben, C.** *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*

16. **Grobben, C.** *Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden, ebenda 7. Bd. 1886.*

17. **Jaekel, O.** *Ein Acanthoteuthis aus dem unteren Lias von Lyme Regis in England. Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde. Berlin Mai 1890.*

18. **Jatta, G.** *La innervazione delle braccie dei Cefalopodi. Boll. della Soc. di Naturalisti in Napoli. Vol. 3. 1889.*

19. **Jhering, H. von.** *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

20. **Joubin, L.** *Sur la structure et le développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. vol. III. 1885.*

21. **Joubin, L.** *La ponte de l'Élédone et de la Seche. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. VI. 1888.*

22. **Joubin, L.** *Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. V. Suppl. 1887—90.*

23. **Joubin, M. L.** *Sur le développement des chromatophores chez les Céphalopodes Compt. rend. Ac. Paris. T. 112. 1891.*

24. **Kölliker, A.** *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich. 1844.*

25. **Korschelt, E.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden I. Die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems in Beziehung zur Keimblätterfrage. Festschrift 70. Geburtstage Leuckarts. Leipzig 1892. Auszug in Verhandl. 2. Vers. D. Zool. Gesellsch. (Berlin). 1892.*

26. **Korschelt, E.** *Ueber den Laich und die Embryonen von Eledone. Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin, Febr. 1893.*

27. **Lankester, E. Ray.** *Summary of zoological observations made at Naples in the winter of 1871—72. Ann. Magaz. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 11. 1873.*

28. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Pond-Snail (Lymnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 14. 1874.*

29. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Cephalopoda. Ebenda. Vol. 15. 1875.*

30. **Lankester, E. Ray.** *Artikel „Mollusca" in der Encyclopaedia Brittanica 9th edition. 1883.*

31. **Leuckart, R.** *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig. 1848.*

32. **Metschnikoff, E.** *Le développement des Sépioles. Auszug aus der russischen Arbeit durch E. Claparède in Bibl. univ. et Revue Suisse. Arch. des sc. phys. et nat. Nouv. Période. T. 30. Genève. 1867.*

33. **Owen, R.** *Memoir on the Pearly Nautilus. London. 1832.*

34. **Owen, R.** *Spirula Peronii. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Samarang. edited by A. Adams. Mollusca. London. 1848.*

35. **Owen, R.** *On the external and structural Characters of the male of Spirula australis. Proc. Zool. Soc. London 1880.*

36. **Owsjannikow und Kowalevsky, A.** *Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'acad. de St-Pétersbourg. 7e Sér. T. 11. 1867.*

37. **Pelseneer, P.** *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. de Biologie. T. 8. 1888.*

38. **Pelseneer, P.** *Sur la nature pédieuse des bras des Céphalopodes. Ann. Soc. Roy. Malacolog. de Belgique. T. XXIV. 1889.*

39. **Riefstahl, E.** *Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Palaeontographica. 32. Bd. 1886.*

40. **Schimkewitsch, W.** *Note sur le développement des Céphalopodes. Zool. Anz. 9. Bd. 1886.*

41. **Steenstrup, J.** *De Ommatostrephagtige Blaekspruthers indbyrdes Forhold. Anmerkung 4. Om Ommatostrephernes Aeglaegning og Udvikling. Oversigt over d. k. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1880.*

42. **Steenstrup, J.** *Zur Orientirung über die embryonale Entwicklung verschiedener Cephalopoden-Typen. Biol. Centralbl. 2. Bd. 1884—85.*

43. **Steinmann, G. u. Döderlein, L.** *Elemente der Paläontologie. Leipzig. 1890.*

44. **Ussow, M.** *Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Die Kopffüssler. Arch. Naturg. 40. Jahrg. 1874.*

45. **Ussow, M.** *Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Russisch mit deutschem Auszug von Stieda.) Nachr. v. d. k. Gesellsch. der Fr. der Naturw., Anthr. u. Ethn. zu Moskau. 1879.*

46. **Ussow, M.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biol. T. 2. 1881.*

47. **Vialleton, L.** *Sur la fécondation chez les Céphalopodes. Comptes rend. T. 101. 1885.*

48. **Vialleton, L.** *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia officinalis). Ann. d. sc. nat. 7e sér. Zool. T. 6. 1888.*

49. **Watase, S.** *Observations on the development of Cephalopods: Homology of the germ layers. Stud. from the Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 6. 1888.*

50. **Watase, S.** *Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum. Journal of Morphology. Vol. IV. 1891.*

51. **Zernoff, D.** *Ueber das Geruchsorgan der Cephalopoden. Bull de la Soc. imp. d. Naturalistes de Moscou. T. 42. 1869.*

52. **Zittel, K.** *Handbuch der Paläontologie. 1. Bd. Cephalopoda. München u. Leipzig. 1884.*

XXX. Capitel.

ALLGEMEINES ÜBER DIE MOLLUSKEN.[1])

Wenn wir es versuchen, die in den vorhergehenden Capiteln betrachteten Entwicklungserscheinungen in den einzelnen Abtheilungen der Mollusken hier nach Möglichkeit zu einem Gesammtbild zu vereinigen, so können wir naturgemäss nicht aller der vielfach recht differenten Entwicklungsvorgänge gedenken, sondern greifen nur diejenigen heraus, welche von allgemeinerer Bedeutung sind.

Schon **die Furchung der Eier** weist grosse Differenzen auf. Unter den Mollusken finden wir zwar den meroblastischen Typus der Eier in seiner vollkommensten Ausbildung (Cephalopoden), aber das gewöhnliche Verhalten der Molluskeneier besteht vielmehr in einer totalen, anfangs äqualen, doch sehr bald inäqualen (Chiton, Gastropoden) oder von Anfang an inäqualen Furchung (Dondersia, Lamellibranchiaten, Dentalium). Die Ursache der Differenzen ist in dem verschiedenen Dottergehalt der Eier zu suchen, und auch unter den total sich furchenden Eiern gibt es solche, die durch eine nachträglich eintretende Absonderung der Dottermasse von den Blastomeren zu dem meroblastischen Furchungsmodus hinführen (Nassa). Letzterer ist also durch die ausserordentlich reiche Anhäufung von Dotter im Ei zu erklären, und dieselbe bedingt überdies eine so bedeutende Modification der frühen Entwicklungserscheinungen bei den Cephalopoden, dass wir diese zunächst fast gänzlich aus dem Kreise dieser vergleichenden Betrachtungen ausschliessen müssen. Innerhalb der einzelnen Abtheilungen der Mollusken zeigen die Furchungserscheinungen eine grosse Uebereinstimmung und Regelmässigkeit.

Die Bildung der primären Keimblätter erfolgt durch Invagination einer Blastula mit mehr oder weniger weiten Furchungshöhle, oder bei dem Mangel der letzteren und grösserem Dotterreichthum des Eies durch Epibolie. Beide Vorgänge finden sich bei nahe verwandten Formen, oder es zeigt sich die Gestalt einer Invaginationsgastrula als Folgestadium der epibolischen Gastrula, wie es z. B. bei Ostrea und verschiedenen Gastropoden der Fall ist, bei denen erst später eine Furchungshöhle auftritt und ein Hineindrängen der sich weiter vermehrenden Makromeren gegen diese stattfindet. Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Formen der Keimblätterbildung ist also keineswegs vorhanden. Auch die Keimblätterbildung der Cephalopoden lässt sich auf die

[1]) Vgl. pag. 909 die Anmerkung.

gleichen Vorgänge zurückführen, obwohl hierauf ebenfalls der grosse Dottergehalt der Eier von bedeutendem Einfluss gewesen ist.

Das mittlere Keimblatt entsteht bei denjenigen Formen, bei denen es genauer untersucht wurde, in sehr übereinstimmender Weise. Es stammt von zwei Urmesodermzellen her, welche sich von dem primären Entoderm ableiten. Bei den Gastropoden, bei welchen man diese Verhältnisse besonders eingehend untersucht hat, ergab sich auch die Bildung der Urmesodermzellen von den Makromeren als eine sehr regelmässige. Die grossen Stammzellen des Mesoderms sind für alle Abtheilungen, die Amphineuren, Lamellibranchiaten, Solenoconchen und Gastropoden, nachgewiesen worden. Bei den Cephalopoden hingegen hat auch die Entstehung des Mesoderms in Folge der oben berührten Verhältnisse eine erhebliche Modification erfahren.

Durch Vermehrung der Urmesodermzellen entstehen die beiden Mesodermstreifen. Es ist verschiedentlich angegeben worden, das mesodermale Gewebe rühre nicht nur von der Vermehrung der Urmesodermzellen her, sondern würde noch späterhin zum Theil vom Ectoderm geliefert, ähnlich wie dies auch für die Anneliden beschrieben wurde. Bisher hat die erstere Annahme, d. h. die Abstammung des Mesoderms von den beiden Stammzellen, die grössere Wahrscheinlichkeit für sich, doch lässt sich die andere Auffassung nicht ohne Weiteres von der Hand weisen und verdient jedenfalls eine genauere Feststellung.

Für die Mollusken ist sehr charakteristisch, dass die Mesodermstreifen nur kurze Zeit erhalten bleiben. Sie verfallen schon bald der Auflösung, indem einzelne Zellen sich von ihnen abtrennen und in der Furchungshöhle als sog. Mesenchym vertheilen. Ehe dies aber geschieht, bezw. während dieses Vorgangs, tritt in jedem der beiden Mesodermstreifen eine Höhle auf, die von einer mehr oder weniger regelmässigen epithelialen Wand begrenzt ist und sich somit als **Cölom** zu erkennen gibt. Der Vorgang ist derselbe, den wir bei den Anneliden (pag. 192) und Arthropoden (pag. 893) kennen lernten. Dort führt er zur Bildung je einer dem Ectoderm und Entoderm anliegenden Schicht (Fig. 133 pag. 192, Fig. 387 und 388 pag. 614, Fig. 442 pag. 709 und Fig. 511 pag. 838), des somatischen und splanchnischen Blattes. Es scheint, als ob dasselbe bei den auch in anderer Beziehung sehr ursprünglichen Chitonen noch der Fall wäre (Fig. 544 *A* und *B*, pag. 915); abgesehen wird dabei natürlich von der Segmentirung des Mesoderms (Bildung der Ursegmente), welche jenen Formen mit gegliedertem Körperbau eigen ist.

Die Amphineuren zeigen auch im ausgebildeten Zustand die secundäre Leibeshöhle in guter Erhaltung. Sie ist noch recht umfangreich und schliesst die hauptsächlichsten inneren Organe, wie den Darmkanal, die Leber und das Herz, in sich. Bei den höher stehenden Mollusken (Lamellibranchiaten und Gastropoden) tritt das Cölom gegenüber der primären Leibeshöhle weit mehr und sogar ganz bedeutend zurück. Die primäre Leibeshöhle mit dem in ihr vertheilten Mesenchymgewebe ist ausserordentlich umfangreich und wird zur **definitiven Leibeshöhle**, ganz ähnlich wie wir dies von den Arthropoden kennen lernten (pag. 901). Hatte man doch die Mollusken mit Vorliebe als Typus der Schizocölier, d. h. als der eines echten Cöloms entbehrenden Formen hingestellt. Aber ein solches echtes Cölom bleibt doch bei ihnen erhalten, wenn auch in verhältnissmässig geringer Ausdehnung.

Während bei den Arthropoden die Cölomsäcke (Ursegmente) zumeist einer völligen Auflösung verfallen und höchstens zum geringen

Theil in den Geschlechtsdrüsen persistiren (Peripatus, Myriopoden), bleibt das Cölom der Mollusken regelmässig in Form der Pericardien, bezw. des Pericardiums, erhalten, von welchem aus in völliger Uebereinstimmung mit den ursprünglichen Verhältnissen der Anneliden die Nephridien und Genitaldrüsen gebildet werden (Gastropoden). Wo die Ontogenie den Zusammenhang zwischen Niere, Genitalorganen und Pericardium wegen mangelnder Untersuchung noch nicht gezeigt hat oder in Folge secundär abgeänderter Verhältnisse der zur Untersuchung gelangten Formen nicht mehr zeigen kann, beweist das anatomische Verhalten der betreffenden Organsysteme klar und deutlich diese Verbindung. Bei verschiedenen Mollusken steht die Höhlung der Genitalorgane in directer Verbindung mit der Pericardialhöhle (Amphineuren, Cephalopoden), und in diese öffnen sich die Nieren mit einem offenen Trichter ganz so, wie die Nephridien der Anneliden mit der secundären Leibeshöhle (dem Cölom) in offener Verbindung stehen (Amphineuren, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cephalopoden). Die Bedeutung des Pericardiums der Mollusken als secundäre Leibeshöhle kann nach alledem nicht zweifelhaft sein, und die Uebereinstimmung mit den betreffenden Verhältnissen bei den Anneliden ist, abgesehen von der mangelnden Segmentirung, eine sehr grosse.

Das Verhalten des Mesoderms und der ihm zugehörenden Bildungen ist, wie man sieht, von grösster Bedeutung für die Auffassung der Mollusken. Seine Betrachtung wurde daher an diejenige der frühen Entwicklungsvorgänge angeschlossen. Kaum minder wichtig ist jedoch die Larvenform, da sie uns ebenfalls einen Ausblick über Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken nach verschiedenen Seiten hin eröffnet.

Wenn uns auch die Larven der einzelnen Abtheilungen, z. B. der Amphineuren, Solenoconchen, Lamellibranchier, sowie etwa der Heteropoden und Opisthobranchier in recht verschiedener Erscheinung entgegen treten, so lassen sich doch alle diese Larvenformen mit grosser Leichtigkeit auf die Trochophora zurückführen, wie wir sie in typischer Weise von den Anneliden kennen lernten. Bei einigen, so z. B. den Larven von Dondersia und Dentalium (Fig. 550 pag. 923 und 578 pag. 984), sowie denen einiger Gastropoden (etwa den gymnosomen Pteropoden, Fig. 617 pag. 1045) scheint dies vielleicht weniger evident, während bei den Larven anderer Gastropoden, z. B. Patella, Paludina und der meisten Lamellibranchier die Uebereinstimmung eine geradezu frappante ist (Fig. 591 bis 593 pag. 1007, Fig. 596 pag. 1015, Fig. 554 pag. 929 und Fig. 558 pag. 937). Aber auch bei den Larven von geringerer Aehnlichkeit (Fig. 606 und 607 pag. 1030, Fig. 612 pag. 1036, Fig. 615 pag. 1042) gelingt die Zurückführung leicht durch Vergleichung mit anderen Formen oder durch die Betrachtung jüngerer Stadien (Fig. 604 und 605 pag. 1029 und pag. 1035, sowie pag. 1040). In der stark modificirten Entwicklung der Cephalopoden liessen sich Spuren der Larvenformen bisher nicht mit Sicherheit nachweisen.

Die Entwicklung der Molluskentrochophora ist eine ganz ähnliche wie diejenige der Annelidenlarve. Sie entsteht aus dem Gastrulastadium, indem sich im vorderen Umkreis desselben mehrere Reihen von Zellen mit stärkeren Wimpern bedecken und dadurch den präoralen Wimperkranz, das Velum der Molluskenlarve, liefern. Der zuerst am Hinterende gelegene Blastoporus wird meist spaltförmig,

schliesst sich wahrscheinlich nach vorn und geht gewöhnlich an seinem Vorderende unter Vermittelung einer dort auftretenden Ectodermeinsenkung (des Stomodaeums) in den Mund über. Ein hinter dem Munde auftretender postoraler Wimperkranz macht die Uebereinstimmung der jetzt auch äusserlich entsprechend gestalteten, d. h. vorn stark verbreiterten, nach hinten zu verschmälerten Larve mit der typischen Trochophora noch auffälliger.

Am hinteren Körperende, also jedenfalls an der Stelle, wo anfangs der Blastoporus lag und von wo aus sein Schluss begann, entsteht jetzt der After. Es scheint demnach, als ob auch der After zum Blastoporus Beziehungen habe, umsomehr, als man dies für einige Mollusken, z. B. die Opisthobranchier, direct festzustellen versuchte, und für eine andere Schnecke, Paludina, sogar einen ganz directen Uebergang des Urmunds in den After annahm. Es liegen somit bei den Mollusken ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei den Anneliden und Arthropoden, bei denen sich ebenfalls Beziehungen des Mundes und Afters zum Blastoporus feststellen liessen.

Wie der Vorderdarm pflegt gewöhnlich auch der Enddarm durch eine Ectodermeinstülpung gebildet zu werden; bei den Mollusken jedoch scheint dies nur selten vorzukommen, vielmehr verschmilzt gewöhnlich der entodermale Mitteldarm direct mit dem Ectoderm ohne eine Einsenkung des letzteren. Man hat auf dieses Verhalten als ein wichtiges Merkmal der Molluskenorganisation viel Gewicht gelegt, wenn aber wirklich bei einigen Mollusken (Chiton, Teredo u. a. [pag. 921, 961 und 1075]) ein ectodermaler Enddarm vorkommt, wie dies beschrieben wurde, so könnte das gewöhnliche Fehlen des Proctodaeums nicht als unterscheidendes Merkmal angesehen werden.

Gegenüber dem Körperende also am Scheitelpol der Larve und inmitten des Velarfeldes derselben wird eine Ectodermverdickung als Scheitelplatte beschrieben, wie sie an gleicher Stelle auch bei vielen anderen pelagischen Larven aufgefunden wird. Bei den Anneliden leitet man auf sie den Ursprung des oberen Schlundganglions zurück, und auch bei den Mollusken soll das Cerebralganglion von ihr aus entstehen (Chitonen, Lamellibranchiaten) oder zeigt doch Beziehungen zu ihr (Dentalium). Bei den Gastropoden allerdings nehmen die Cerebralganglien in Form zweier Ectodermverdickungen des präoralen Theiles ihren Ursprung, aber auch deren Lage weicht nicht viel von derjenigen der Scheitelplatte, so dass sich wohl auch hier noch Beziehungen zu ihr ergeben dürften.

Ein für die Vergleichung der Molluskentrochophora mit anderen Larvenformen besonders wichtiges Organ ist die Urniere. Sie entsteht aus den von den Mesodermstreifen abstammenden Zellen in ähnlicher Weise wie bei den Anneliden als ein schlauchförmiges (paariges) Gebilde. Auch ihre Beziehungen zur primären Leibeshöhle dürften ähnliche sein, wie wir sie bei den Anneliden kennen gelernt haben und wie sie in ähnlicher Weise für die definitiven Excretionsorgane der Plathelminthen gelten.

Nach alledem ist die Uebereinstimmung der Molluskenlarve mit der Trochophora anderer Thierstämme, speciell der Anneliden, nicht nur bezüglich ihrer äusseren Gestaltung, sondern auch im Hinblick auf ihren inneren Bau eine äusserst frappante. Man hat diese Uebereinstimmung darauf zurückführen wollen, dass die Larven der betreffenden Thierstämme in Folge einer sehr gleichartigen pelagischen Lebensweise allmäh-

lich die gleiche Organisation annahmen. Wir vermögen diese Auffassung nicht zu theilen, sondern können die ausserordentlich grosse äussere und innere Uebereinstimmung nur durch eine wirkliche Verwandtschaft derjenigen Thierstämme erklären, welche die Trochophora als Larvenform besitzen.

Bei einer derartigen Auffassung kann es nicht fraglich sein, welche Bedeutung der Trochophora zuzuschreiben ist. Ihre Wiederkehr in der Entwicklung so verschiedenartiger Stämme, wie der Anneliden, Mollusken und Molluskoiden, weist auf eine ähnlich gebaute Stammform hin. Damit gelangen wir zu der schwierigen und oft discutirten Frage nach der Herkunft der Mollusken[1]).

Von den über **die Abstammung der Mollusken** aufgestellten Theorien scheinen uns zwei eine grössere Bedeutung zu beanspruchen, nämlich diejenige, welche die Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen herleitet, und die andere, welche die Stammform in Trochophora-ähnlichen Wesen sucht.

Die Ableitung der Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen hat viel für sich, besonders dass sie die schwierig zu erklärenden Verhältnisse des Nervensystems einigermassen verständlich macht. Die Pedalstränge würden dann den ventralen Längsnerven der Turbellarien, die Pleurovisceralstränge dagegen den Seitennerven entsprechen. Die Uebereinstimmung tritt besonders bei dem sehr gleichmässig gestalteten, aus vier Längssträngen mit verbindenden Commissuren bestehenden Nervensystem der Amphineuren hervor. Ein ähnliches strickleiterförmiges Nervensystem mit je zwei ventralen und zwei seitlichen Strängen kommt auch bei den Turbellarien (Tricladen speciell Gunda) vor. Der After, der den Turbellarien fehlt, wurde später erworben, ebenso das Blutgefässsystem. Das Cölom lässt sich durch Ausweitung der Genitaldrüsen erklären, da die Geschlechtsproducte, wie gezeigt wurde, von seiner epithelialen Wand aus ihre Entstehung nehmen. Die Schale, ein wichtiger Bestandtheil des Molluskenorganismus, entstand zum Schutz des Körpers in Form einer cuticularen Ausscheidung der Rückenfläche mit Einlagerung von Kalkconcrementen. Der Fuss, der einen ebenso wesentlichen Theil des Organismus ausmacht, ging aus einer söhlichen, muskulösen Umwandlung der zum Kriechen verwendeten Bauchfläche hervor, oder er stellt eine Modification des Bauchsaugnapfes dar, wie man dies ebenfalls vermuthet hat[2]).

Alles dies kann im Ganzen als wahrscheinlich bezeichnet werden,

---

[1]) Ueber die Abstammung und Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken ist sehr viel geschrieben worden. Wir verzichten von vorn herein auf eine Discussion der verschiedenen, einander theilweise scharf gegenüberstehenden Auffassungen, da dieselbe unsere Ausführungen nur weit umfangreicher aber nicht klarer machen würde. Einige derselben, wie die von Ray Lankester und besonders von Hatschek energisch vertretene Trochophoratheorie oder Lang's Auffassung von der Herleitung der Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen müssen in Obigem so wie so näher besprochen werden. Die Zusammenstellung der hauptsächlichsten hier in Frage kommenden Schriften findet sich am Ende des Capitels. A. Lang's erwähnte Auffassung wird von ihm neuerdings im 3. Heft seines Lehrbuchs der Vergl. Anatomie vertreten, welches uns beim Abschluss des vorliegenden Heftes zugeht.

[2]) So wie wir dies von Lang angaben, führt auch Thiele die Mollusken auf Turbellarien-ähnliche Formen zurück und sieht in dem Bauchsaugnapf der Polycladen das Organ, aus welchem zweifellos der Molluskenfuss entstanden sei (No. 20). Die Umwandlung zu dem letzteren und die Beziehung zum übrigen Körper findet dort eine eingehende Behandlung. Es sei bei dieser Gelegenheit weiter erwähnt, dass Thiele den Ctenophoren eine ausserordentlich wichtige Rolle nicht nur für die Entstehung der Mollusken, sondern der Bilaterien überhaupt zuschreibt.

hat aber doch den Uebelstand an sich, von bereits recht hoch differenzirten Formen auszugehen und, was uns vor Allem wichtig scheint, keine genügende Erklärung der frappanten Uebereinstimmung der Larven der Mollusken und Anneliden zu geben. Letzteres wird ermöglicht, wenn man weiter zurückgeht, und zwar bis zu einer Form, von welcher man sowohl die Trochophora selbst, wie auch die Vorfahren der Turbellarien ableiten kann. Von dem sehr richtigen Bestreben ausgehend, sich bei derartigen Speculationen an wirklich existirende Formen anzulehnen, suchte man die Vorfahren der Trochophora sowohl wie der Plathelminthen in den Ctenophoren, aber nur unter Anwendung eines starken Zwanges gelang es, aus ihnen die gewünschten Ahnenformen zu construiren. Es ist richtig, dass die Ctenophoren durch ihre Locomotion mittelst Wimperbewegung, durch den Besitz des Scheitelorgans, sowie die Verhältnisse ihres Entoderms und Mesoderms in Beziehung zu den Turbellarien und vielleicht sogar zur Trochophora gebracht werden können, aber noch sicherer scheint uns, dass wir auch in ihnen Formen vor uns haben, die schon stark in einer bestimmten Richtung differenzirt sind und sich deshalb zur Ableitung der hier nöthigen Ausgangsform nicht mehr eignen. Anstatt vorhandene Formen umzugestalten, scheint es uns einfacher und mindestens ebenso berechtigt, auf eine ursprünglichere Organisation zurückzugehen, welche uns die gegebenen Verhältnisse besser erklärt.

Bei Betrachtung der Annelidenentwicklung gingen wir von einer allseitig bewimperten, Gastrula-ähnlichen Form aus, an der später ein Wimperschopf am Scheitelpol zur Ausbildung kommt und auch eine besondere Vertheilung der zur Bewegung dienenden Wimpern in Form eines den Körper umziehenden Ringes (des späteren präoralen Wimperkranzes oder Velums) erreicht wird. Der ursprüngliche, am Hinterende gelegene Mund rückt mit der Ausbildung des in beschränktem Bezirk localisirten Wimperapparates mehr nach vorn, gegen den Bewegungsapparat hin, der jedenfalls zugleich der Nahrungszufuhr zum Munde dient, wie wir dies noch jetzt von der adoralen Wimperzone und dem postoralen Kranze der Trochophora sehen. In der primären Leibeshöhle dieser Form finden sich schon Mesodermelemente; in ihr liegen die wohl sammt dem Mesoderm vom Entoderm herrührenden Gonaden, welche entweder noch mit der Gastralhöhle in Verbindung stehen oder aber bereits durch besondere Ausführungsgänge (Nephridien?) nach aussen münden[1]). Ein besonders wichtiges Organ dieser hypothetischen Form, welches ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt, ist das Excretionsorgan. Sein Ursprung ist am schwierigsten zu erklären. Da wir die Excretionsorgane vom Mesoderm aus entstehen sehen und dieses letztere vom Entoderm herzuleiten geneigt sind, so möchten wir das primitive Excretionsorgan am ehesten für ein Divertikel des Entoderms halten, welches secundär mit dem Ectoderm in Verbindung tritt. Später verliert es den Zusammenhang mit dem Entoderm und wird somit zu dem Gebilde, welches wir als Urniere (Protonephridium) kennen.

Von einer derartig organisirten Form lassen sich auch die Plathelminthen herleiten. Ihr Excretionssystem bleibt auf der Stufe des Protonephridiums stehen, nur erfährt es eine weitere Verzweigung und Ausbreitung im Körper. Ihre Larvenform entspricht etwa dem Zustand, den wir beschrieben, besitzt jedoch keine Urnieren. Die Pilidien

[1]) Vgl. hierzu pag. 1173.

der Nemertinen zeigen bereits eine gewisse Aehnlichkeit mit der Trochophora, und es wurde bereits früher darauf hingewiesen, dass es von ihnen Uebergangsformen zu der Müller'schen Larve der Turbellarien gibt (pag. 109). Das Pilidium ist bereits wie die Trochophora durch den Besitz einer Scheitelplatte ausgezeichnet.

Durch stärkere Concentration des Wimperapparates und den Erwerb des Afters erhebt sich jene Ausgangsform auf die höhere Stufe der Trochophora. Sie wird nunmehr zum Ausgangspunkt für die Rotatorien, Anneliden, Mollusken und Molluskoiden. Ueber ihre Beziehung zu den Rotatorien und den Anneliden, bezw. über das Aufsteigen zu den letzteren, haben wir schon früher gesprochen (pag. 227). Es handelt sich dabei vor Allem um das Auftreten der Segmentirung und die Entstehung des Cöloms, welches letztere vielleicht durch Erweiterung der Gonaden der Urform zu erklären ist. Wie schon erwähnt, nehmen die Geschlechtsproducte aus der epithelialen Wand des Cöloms ihren Ursprung, welches Verhalten auf eine derartige Entstehung des Cöloms hindeutet. Die Mollusken zeigen im Ganzen ähnliche Verhältnisse, aber ein eingreifender Unterschied liegt in dem Mangel der Segmentirung, worin sie also der unsegmentirten Urform ähnlicher bleiben.

Wir nehmen somit an, dass die Molluskenlarve (Trochophora) der Urform noch sehr nahe steht; doch weist sie schon einige bisher nicht berührte Charaktere auf, welche bereits deutlich eine Differenzirung in bestimmter Richtung anzeigen, und besonders sind es zwei für die ganze Organisation der Mollusken sehr bezeichnende Merkmale, welche wir hier im Auge haben, nämlich **die Schale und der Fuss.** Zumal die erstere macht sich durch das Auftreten der Schalendrüse an der Rückenfläche der Larve bereits ausserordentlich früh bemerkbar und prägt der Larve dadurch den speciellen Charakter der Molluskenlarve auf, ohne aber dadurch zunächst das besprochene Gesammtbild der Larve wesentlich zu beeinflussen (Fig. 554, 555, 558, pag. 933 und 937, Fig. 591 ff. und 596 pag. 1007 und 1015 u. a.). Etwas später, aber ebenfalls schon in sehr früher Zeit, tritt an der Ventralseite der Larve der Fuss auf. Das ausserordentlich frühe Erscheinen dieser Organe, welches in einigen Fällen bereits vor der völligen Ausbildung der Trochophoraform zu constatiren ist, müssen wir als eine Zurückverlegung dieser erst später erworbenen Charaktere in die frühe Zeit der Embryonalentwicklung auffassen. Das wird um so eher gestattet sein, als wir gerade bei solchen Formen die Schalendrüse ausnahmsweise früh auftreten sehen, deren Entwicklung ganz besonders stark specialisirt ist, wie z. B. bei den Unioniden (Fig. 562 ff. pag. 947), sowie auch bei den Cephalopoden (Fig. 656 *A* und 671 *D* pag. 1112 und 1133). Die Zurückverlegung der Schale in möglichst frühe Zeiten der Ontogenie ist dadurch leicht erklärlich, dass sie ein wichtiges Schutzmittel für die Larve bildet, wie man an jeder jungen oder älteren Muschel- und Schneckenlarve beobachten kann, die sich bei der geringsten Beunruhigung blitzschnell in die Schale zurückzieht und dadurch zu Boden sinkt.

Die Larven der Amphineuren entbehren einer Schalendrüse im eigentlichen Sinne, und das dürfte sie den Larven der Anneliden noch ähnlicher machen, wenn erst ihre Organisation genauer bekannt wird. Bisher muss man freilich sagen, dass die Larven der höheren Mollusken denen der Anneliden weit ähnlicher sind als diejenigen gerade dieser ursprünglichen Formen, von denen man eine solche Uebereinstimmung am ehesten erwarten sollte. Uebrigens entstehen die Schalen-

platten der Chitonen an derselben Stelle, wie die typische Schale der höheren Formen (Fig. 545 pag. 916).

Der embryonale Entstehungsmodus der Schale spricht dafür, dass sie phylogenetisch aus einer cuticularen Rückendecke hervorging, in und unter welche sich Kalkconcremente einlagerten. Freilich hat man die Schalenplatten der Chitonen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf deren umgewandelte Stacheln zurückführen wollen (vgl. pag. 918), aber im Ganzen möchte man die aus einer Anzahl Platten bestehende Chitonschale eher in Folge einer secundären (jedenfalls durch die Lebensweise dieser Thiere bedingten) Zertheilung eines ursprünglich continuirlichen Rückenpanzers entstanden denken[1]). Aus dieser flach napfförmigen Rückendecke ergaben sich später alle die höchst verschiedenartig geformten Schalen, welche wir in den einzelnen Abtheilungen der Mollusken kennen.

Die zur Schale gewordene schützende Rückendecke war jedenfalls von grösster Bedeutung für die Weiterentwicklung des Molluskenstammes. Da sie vom Rücken her den Körper bedeckte und einen grossen Theil desselben zu umfassen hatte, damit er möglichst vollständig in sie aufgenommen werden konnte, musste sich nothgedrungen die Ventralfläche zum Bewegungsorgan entwickeln und das geschah bei kriechender Lebensweise der Thiere in **der Ausbildung des Fusses**, eines nicht minder wichtigen und für sämmtliche Mollusken höchst charakteristischen Organes.

Es wurde schon früher erwähnt, dass man die Entstehung des Molluskenfusses auf den Bauchsaugnapf der Polycladen zurückgeführt habe, doch scheint uns die ausschliessliche Verwendung der Ventralfläche als Kriechsohle bei gleichzeitiger Ausbildung der Rückenschale, die ein festeres Anlegen an die Unterlage bedingt, allein schon zur Erklärung der stärkeren Ausbildung der ventralen Parthie in Form einer muskulösen Sohle genügend. Bei einzelnen Anneliden und Annelidenlarven ist ein ventrales, zwischen Mund und After sich erstreckendes Wimperfeld vorhanden, welches offenbar die Kriechbewegung derselben in wirksamer Weise unterstützt. Eine ähnliche Differenzirung darf man jedenfalls auch bei der Urform annehmen, und sie führte zusammen mit einer Verstärkung der ventralen Muskulatur zur Bildung des Fusses, wenn sich die Urform einer kriechenden Lebensweise anbequemte, was seinerseits wieder mit der Ausbildung der Schale zusammenhing.

Bei den Solenogastren, jenen langgestreckten, offenbar sehr nieder stehenden Mollusken ist der Fuss nur schwach entwickelt und stellt sich als eine bewimperte in der ventralen Längsfurche gelegene Leiste dar. Die Längsrinne erkennt man in der nebenstehenden Fig. 687 *A* und *B*, man möchte sie mit der erwähnten Flimmerung der Ventralfläche bei den Anneliden vergleichen, welche sich bei einigen von ihnen einsenkt und somit zu einer ventralen Flimmerrinne wird. Bei Chaetoderma ist übrigens weder die Bauchfurche noch eine Spur des Fusses vorhanden und es liegt ausserordentlich nahe, diese langgestreckten, wurmförmigen Thiere (Fig. 687 *A*), welche der Schale völlig entbehren, eher den Würmern als den Mollusken zuzurechnen, wie dies übrigens vielfach geschehen ist. Jedenfalls erscheint es von vorn herein sehr ein-

[1]) In Anlehnung an die Verhältnisse der Chitonen, wo die Schale von Gewebssträngen durchsetzt ist (Fig. 548 pag. 919), hat man die Schale auch als ein zum Theil inneres Hautskelet aufgefasst und den an ihr inserirenden Retractoren des Körpers eine wichtige Rolle bei der Ausbildung desselben zugeschrieben (Thiele No. 20). Das letztere Moment ist jedenfalls für die verschiedenen Modificationen der (schon vorhandenen) Schale von Bedeutung.

leuchtend, sie für Uebergangsformen von den Würmern zu den Mollusken zu halten, umsomehr als man in der Bildung der Stacheln der Amphineuren eine grosse Aehnlichkeit mit derjenigen der Borsten bei den Anneliden zu finden glaubte.

Wenn es auch keineswegs zweifelhaft sein kann, dass man es in den Amphineuren mit Formen zu thun hat, die im Molluskenstamm eine sehr tiefe Stellung einnehmen, so erscheint doch ihre Bedeutung als Uebergangsformen von zweifelhaftem Werth. Es ist früher davon die Rede gewesen, dass die den Körper der Amphineuren bedeckenden Stacheln (Fig. 687 *B* und Fig. 546—548 pag. 917) in ihrer Bildungsweise auffallend mit der Entstehung der Borsten bei den Chaetopoden übereinstimmen, und, wie erwähnt, hat man daraus auch Beziehungen der Amphineuren zu den Anneliden entnehmen wollen. Wir vermögen

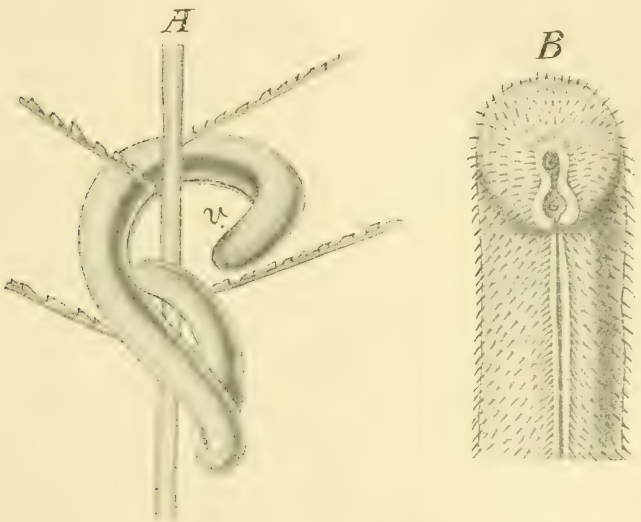


Fig. 687. *A* und *B*. *A* Proneomenia aglaopheniae, um einen Aglaophenienzweig gewunden; *v* bezeichnet das Vorderende. *B* Vorderende desselben Thieres von der Ventralseite gesehen. Man sieht die Mundöffnung, dahinter die Oeffnung der Fussdrüse und die Ventralfurche (nach Kowalevsky und Marion).

auf dieses Verhalten keinen grossen Werth zu legen, da sich diese Stacheln unregelmässig über den Körper vertheilt finden, während die Borsten der Anneliden bekanntlich eine sehr regelmässige segmentale Anordnung zeigen. Kommen doch auch Stachelbildungen sonst bei Formen vor, deren Verwandte solcher Bildungen entbehren. Wir erinnern beispielsweise an die durch v. Graff beschriebene Turbellarie, Enantia spinifera. Natürlich handelt es sich bei diesen rein cuticularen Stacheln um eine blosse Analogie, aber immerhin erscheint uns dieselbe wegen der Entstehung derartiger Bildungen von Interesse.

Bezüglich des Vergleichs der Amphineurenstacheln mit Annelidenborsten ist von Wichtigkeit, dass man die Mollusken von so hoch entwickelten Formen, die bereits Borsten tragen, gewiss nicht ableiten darf. Die ursprünglichen Anneliden aber (Archianneliden) entbehren der Borsten, und selbst diese Formen sind gewiss noch zu weit differenzirt,

um den der Segmentirung ganz ermangelnden Mollusken als Ausgangspunkt zu dienen.

Gewiss ist es höchst verführerisch, die langgestreckten wurmförmigen, mit Cölom und Nephridien versehenen Solenogastren (Fig. 687 *A*) auf die Anneliden zurückzuführen, aber auch sie weisen keinerlei Segmentirung auf. Eine solche, oder doch deutliche Reste davon, müsste man aber verlangen, wenn sie wirklich den Anneliden näher verwandt wären. Wir sind also geneigt, die langgestreckte Form der Solenogastren eher als eine secundäre Erscheinung anzusehen, und dies würde dann auch für das dem betreffenden Vorgang bei den Anneliden so ähnliche Auswachsen der hinteren Parthie der Larve in den definitiven Körper gelten (pag. 924). Vielleicht wird übrigens gerade die Entwicklung der Solenogastren, wenn sie erst genauer bekannt wird, weitere Aufschlüsse über die Auffassung dieser Formen geben. So sollen bei der jungen Dondersia sieben hinter einander liegende Kalkplatten den Rücken bedecken, ähnlich wie dies auch von Chiton bekannt ist. Das betreffende Stadium ähnelt dadurch dem von Chiton, und vielleicht bestätigt dies die Vermuthung, dass wir es in den Amphineuren mit weniger primitiven Formen zu thun haben, als man a priori anzunehmen geneigt ist. Auch der Mangel der Schale würde dann nicht mehr als ursprüngliches Merkmal gelten können. Dasselbe gilt für die schwache Entwicklung oder das Fehlen des Fusses. Immerhin haben wir jetzt noch mit der wichtigen Thatsache der Schalenlosigkeit dieser Form zu rechnen. Die Bedeckung des Körpers mit Stacheln und die sehr primitive innere Organisation kennzeichnen die Solenogastren jedenfalls als sehr ursprüngliche Formen. Wenn es sich hier wirklich nur um einen abgezweigten Ast des Molluskenstammes handelt, so ist derselbe jedenfalls dicht über der Wurzel dem Stamme entsprossen.

Wenn sich keine directen Beziehungen der Solenogastren zu den Anneliden finden lassen, so könnte man solche vielleicht bei den anderen Abtheilungen der Würmer etwa bei den Turbellarien oder Nemertinen suchen. Das Cölom, diesen besonders wichtigen Theil der inneren Organisation, würde man, wie schon früher erwähnt, von einer Erweiterung der Gonaden dieser Formen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit herleiten können. Die Cölomverhältnisse der Mollusken stimmen nun aber in so auffälliger Weise mit denen der Anneliden überein, dass man in die Schwierigkeit gerathen würde, zwei so stark übereinstimmende Bildungen auf getrenntem Wege entstehen zu lassen; man müsste denn beide Abtheilungen (Mollusken und Anneliden) von Turbellarien und ähnlichen Formen ableiten. Damit kommen wir aber auf unsere früher, gelegentlich der Besprechung der Trochophoralarve gemachten Ausführungen über die Stammform der Mollusken zurück, welche uns die Ableitung der letzteren von Turbellarienähnlichen Wesen als nicht wahrscheinlich ergaben.

Von einem noch einfacheren Wesen ausgehend, als es in der Organisation der Trochophora repräsentirt ist, gelangten wir zur Gestaltung der letzteren, und betrachteten auch die Erwerbung derjenigen Charaktere, welche den Typus der Mollusken bedingen. Es handelte sich damals besonders um Merkmale der äusseren Organisation, doch wurde von den inneren bereits die vermeintliche Entstehung des Cöloms aus den Gonaden der Urform hervorgehoben, sowie auch das primäre Excretionsorgan, die Urniere. Ein wichtiger Charakter der Mollusken liegt nun weiter in

dem Vorhandensein der (definitiven) Nephridien und ihrer Verbindung mit dem Cölom (Pericardium).

Die Entstehung der definitiven Nephridien denken wir uns ähnlich wie bei den Anneliden, d. h. wir leiten sie vom Protonephridium ab. Wenn auch entwicklungsgeschichtlich darüber nichts Rechtes bekannt ist, so stammen doch die definitiven Nephridien ebenso wie die Urniere vom mittleren Keimblatt ab, welche Thatsache immerhin auf einen gemeinsamen Ursprung deutet, schon deshalb, weil das ursprünglich in der primären Leibeshöhle vertheilte Mesoderm (Mesenchym) und das cölomatische Mesoderm (die früheren Gonaden) jedenfalls gleichen Ursprungs waren, d. h. vom Entoderm her entstanden. Die jetzt bestehende Verbindung der Nephridien mit dem Cölom ist secundärer Natur, da sie in den Urnieren fehlt. Die Nephridien übernahmen die Ausleitung der Geschlechtsproducte, wenn sich nicht etwa für diese besondere Leitungswege herausbildeten.

Wie die Verhältnisse des Cöloms und der Nephridien, bieten auch diejenigen des Circulationssystems der Mollusken grosse Uebereinstimmung mit denen der Anneliden, weshalb man auch dieses bereits der Urform zuschreiben möchte, von denen sich beide Stämme herleiten. Die einfachste Form desselben war jedenfalls die eines am einen Ende offenen contractilen Sackes, der am Rücken des Thieres lag. Das Herz gehörte der primären Leibeshöhle an. Wurden die Cölomsäcke besonders umfangreich, so fand es sich zwischen sie und den Darm, dorsal von letzterem, eingedrängt. Die noch jetzt für viele Formen charakteristische Entstehung des Herzens zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatt des Mesoderms, welche bei den Lamellibranchiaten sogar zur Ausbildung des Herzens in der Umgebung des Darmes führt (Fig. 571—573 pag. 972), veranlasste die Zurückführung des Herzens auf einen den Darm umgebenden Blutsinus[1]). Dieser Auffassung folgend, müsste man dann eine Localisation des Blutraums dorsal vom Darm annehmen. In den das primitive Herz darstellenden muskulösen Sack, welcher rhythmische Bewegungen ausführte, gelangte die Blutflüssigkeit, um bei der Contraction wieder hinausgetrieben zu werden. Gefässe waren zunächst nicht vorhanden, sondern die Blutbahnen bestanden aus den Lücken und Spalten im Mesodermgewebe der primären Leibeshöhle, ein Zustand, welcher noch jetzt von den Embryonen der Mollusken durchlaufen wird, bei denen das Herz unabhängig von den Gefässen entsteht (pag. 971 und 1082).

Von den Gefässen dürften zuerst die zuführenden Bahnen entstanden sein, als es zur Ausbildung der Kiemen gekommen war. Diese letzteren entstanden jedenfalls als höchst einfache blatt- oder schlauchförmige Ausstülpungen der Körperwand, wie man sie als primitivste Form der Kieme auch bei Anneliden, Arthropoden, Echinodermen und andern findet. Bald kam es dann zu einer Oberflächenvergrösserung der Kieme, welche zur Ausbildung der für die Mollusken charakteristischen federförmigen (zweireihigen) Kieme, des sogenannten Ctenidiums, führte. Dasselbe war paarig, d. h. an jeder Seite fand sich ein Ctenidium, welches in einer von einer Hautfalte gebildeten Höhle geborgen wurde. Die beiderseits vom Rücken her nach den Seiten vorwachsende Hautfalte ist der

[1]) Ueber die betreffende von Grobben vertretene Auffassung ist bei der Bildung des Herzens der Lamellibranchier (pag. 972) gesprochen worden.

Mantel, welcher gleichzeitig mit der fortschreitenden Ausbildung der Schale und der Kiemen zur Ausbildung gelangte.

Die ursprüngliche Molluskenform denken wir uns nach alledem als ein dorso-ventral etwas abgeplattetes Wesen, dessen Rücken von einer napfförmigen Schale bedeckt ist, und dessen Ventralfläche eine muskulöse, etwas vorragende Kriechsohle darstellt. Unter den Seitentheilen der Schale liegt der Mantel, welcher die Mantelhöhle und in ihr die Kiemen umschliesst. Am präoralen Theil (Kopf) sind möglicher Weise zwei Fühler, entsprechend den Kopffühlern der Archianneliden vorhanden, sowie die Augen. Im Schlunde differenzirt sich als Ausstülpungen desselben die Zungentasche mit der Radula, welche bereits den uns bekannten primitivsten Mollusken (Chitonen, Solenogastren) zukommt. Der After liegt am Hinterende. Zu beiden Seiten münden die Nephridien aus. Sie öffnen sich nach innen in die Cölomsäcke, mit denen die Genitaldrüsen in Verbindung stehen. Die beiden Cölomsäcke nehmen dorsal vom Darm das Herz zwischen sich. Die primäre Leibeshöhle ist von Mesodermgewebe durchsetzt, welches sich zu Bindegewebe und Muskeln differenzirt.

Von der geschilderten einfachen Molluskenform sind die Typen der uns bekannten einzelnen Abtheilungen herzuleiten. Am nächsten stehen ihr die Chitonen, nach denen jene Charakteristik übrigens zum Theil entworfen ist. Die einigermaassen abweichenden Verhältnisse der Amphineuren wurden schon weiter oben (pag. 1172) besprochen. An die Chitonen schliessen sich die primitivsten **Gastropoden** (Diotocardier) an, hat man doch auch die Chitonen lange Zeit den Gastropoden zugezählt.

Der Fuss der Gastropoden zeigt mit den noch zu besprechenden Ausnahmen die ursprüngliche Form der Kriechsohle. Charakteristisch für die meisten Gastropoden ist die prägnante Ausbildung des die Fühler und Augen tragenden Kopfes. Auch die Schale ist zu höherer Entwicklung gelangt. Sie bildet ein constantes Merkmal der Gastropodenorganisation, und wo sie fehlt, hat man es nur mit einer Rückbildung zu thun. Zur eigentlichen Schale kommt der Deckel (das Operculum) hinzu. Dasselbe hat eine ähnliche Lage, wie die Schale selbst, d. h. es liegt an der Rückseite des Fusses, da, wo diese in den Rücken übergeht. Da der After zur Seite gerückt ist, lässt sich die Zugehörigkeit des Deckels schwer feststellen. Man hat an eine Entstehung des Operculums durch Abgliederung von der Schale gedacht. Die von der Schale unabhängige Entstehung und Lage des Operculums bei den Embryonen dürfte weit eher für ein selbstständiges Zustandekommen desselben sprechen.

Die einfache napfförmige Gestalt der Schale, welche wir für die Urform annahmen, ist bei den Gastropoden (ursprünglicher Weise) nicht mehr erhalten, sondern wir finden die Schale gewunden. Dies hängt mit der Asymmetrie des Körpers zusammen, welche ihrerseits durch einseitige Ausbildung des Eingeweidesackes erworben wurde, ein für die Gastropoden ganz besonders charakteristisches Merkmal. Dasselbe bedingt eingreifende Lageveränderungen sowohl der äusseren wie der inneren Organe und führt zu Rückbildungserscheinungen, die, wie z. B. bei den Kiemen, den Nieren, Theilen des Circulations- und Nervensystems, in einseitiger Weise auftreten und dadurch die Asymmetrie des Körpers noch verstärken[1]). Bei Formen, die eine pelagische Lebensweise führen, wie

[1]) Bezügl. der Erwerbung der Asymmetrie sei auf die im Capitel XXVIII pag. 1021 gegebene ausführliche Darstellung verwiesen.

die Pteropoden, oder auch bei solchen, welche sich bei kriechender Lebensweise der Schale entledigt haben (Onchidien, Opisthobranchier, Limaciden etc.) tritt secundär wieder eine mehr oder weniger vollkommene Rückkehr zur symmetrischen Gestaltung ein.

Die Form der Kiemen, die Paarigkeit von Nieren und Vorhöfen, die Verhältnisse des Cöloms und der Nephridien lassen die niedersten Gastropoden der Urform noch mit am nächsten stehen, doch erscheinen sie immerhin schon thatsächlich differenzirt, insofern die Asymmetrie des Körpers auch bei ihnen bereits vorhanden ist.

Weniger leicht als von den Gastropoden zu den Urformen ist die Verbindung von den übrigen grösseren Aesten des Molluskenstammes (Solenoconchen, Lamellibranchiaten, Cephalopoden) aufzufinden.

Was zunächst die **Solenoconchen** anbetrifft, so können sie von der Urform durch Erhebung des Körpers (Streckung in dorsaler Richtung) abgeleitet werden; der Kopf tritt stark zurück, bringt aber eine grössere Anzahl von Tentakelfäden zur Entwicklung. Der Fuss wird zu dem langen Grabfuss; der Mantel zeigt sich durch die besprochene Erhebung des Körpers beeinflusst, bietet aber im Allgemeinen die gewöhnlichen Verhältnisse dar, nur dass er an der Spitze eine Oeffnung erhält. Dadurch ist auch die Form der Schale zu erklären, welche die einer an beiden Seiten offenen Röhre ist. Nach den neuesten Untersuchungen über den Bau der Dentalien ist es noch das Wahrscheinlichste, dass sie Beziehungen zu den Gastropoden besitzen, während die früher vermutheten Beziehungen zu den Lamellibranchiern und Cephalopoden nicht aufrecht zu erhalten sind[1]). Die Solenoconchen stellen einen aberranten, wenn auch nur schwachen Zweig des Molluskenstammes dar. Gewisse Uebereinstimmungen, welche sie mit den Lamellibranchiaten zeigen, sind durch die Abstammung beider Zweige von der gleichen Urform zu erklären.

Die **Lamellibranchiaten** erscheinen ebenfalls stark specialisirt, lassen aber in ihren niedersten Vertretern immerhin noch Beziehungen zu der Urform erkennen. So besitzen die Protobranchier noch einen mit Kriechsohle versehenen Fuss, sowie zweireihig gefiederte Kiemen. Fuss und Kiemen der höheren Formen erscheinen dagegen verändert, lassen sich jedoch auf die Grundform zurückführen. Der Kriechsohle gehen sie jedenfalls in Folge ihres Lebens im Sande verlustig; dagegen entwickelt sich eine der Fussdrüsen, welche wir in den verschiedenen Abtheilungen der Mollusken finden, zum Byssusapparat.

Charakteristisch ist für die Lamellibranchier das Zurücktreten des Kopfes, und vor Allem auch das Fehlen der Radula, dieses für die Mollusken sonst sehr constanten Merkmals. Man hat hier, und gewiss mit Recht, von einem Verlust der Radula gesprochen; geht doch die Radula auch gelegentlich bei anderen Formen verloren, deren Verwandte sie besitzen, wie bei verschiedenen Opisthobranchiern (Phyllidien, Doridien, Doridopsis, Tethys u. s. f.[2]).

---

[1]) Plate gibt in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über die Anatomie von Dentalium eine ausführliche Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Formen (Litt.-Verz. Cap. XXVII, No. 3, pag. 986).

[2]) Nach Simroth (No. 17) braucht z. B. Tethys die Radula deshalb nicht, weil sie sich von zartem Auftrieb nährt; ähnlich die verwandte Melibe. Auch ein Prosobranchier (Magilus) entbehrt der Radula. Er lebt in einer von Korallen überwachsenen Röhre und nährt sich von den Abfällen der Korallen.

Von besonders typischer Ausbildung ist die Schale der Lamellibranchier. Anfangs ein flach napfförmiges, am Rücken liegendes Gebilde, ähnlich der bei der Urform vorausgesetzten Napfschale, biegt sie sich später nach den Seiten um und nimmt damit die definitive zweiklappige Gestalt an. Der Mantel zeigt eine entsprechende Bildungsweise.

Von den inneren Organen besitzen das Nervensystem, der Circulationsapparat, das Pericardium (Cölom) und die Nephridien die für die Mollusken gewöhnliche Bildungsweise. Letzteres gilt im Ganzen auch für die **Cephalopoden**, wovon früher (pag. 1157) bereits gesprochen wurde. Von den äusseren Organen zeigen Mantel und Kiemen der Cephalopoden ebenfalls ähnliche Verhältnisse wie bei anderen Mollusken. Auch die Schale ist von einer einfachen Form herzuleiten, wie die rundliche Embryonalkammer derselben beweist. Sie erhob sich später zu der höchst complicirten Form der gekammerten Nautilus-Schale, womit die höchste Form der Molluskenschale überhaupt erreicht ist.

Bei den Cephalopoden ist der Kopf wie bei den Gastropoden wohl entwickelt. Ihm scheinen die den Mund umgebenden Arme anzugehören, und doch muss man diesen nach den neueren Forschungsergebnissen eine andere Bedeutung zuschreiben. Sie sind Theile des Fusses. Erstaunlich und von vorn herein für diese Auffassung wenig günstig erscheint die Thatsache, dass einige von ihnen bis an die Dorsalseite des Kopfes rücken und hier hinter dem Munde gefunden werden. Leichter verständlich würde die Thatsache sein, dass sich der Fuss überhaupt in dieser Weise umbilden konnte. Wenn wir sehen, wie verschiedene Wandlungen er bei einzelnen Lamellibranchiern, Prosobranchiern, Heteropoden und Pteropoden durchmacht, so wird auch eine derartige Modification erklärlich. Vermögen doch die Seitentheile des Fusses bei gewissen Prosobranchiern (Diotocardiern) tentakelartige Bildungen hervorzubringen.

Ein anderer Theil des Fusses hat sich bei den Cephalopoden jedenfalls zu dem anfangs paarigen Trichter umgewandelt. Die Fussnatur dieses Gebildes ist von jeher schon deshalb nicht zweifelhaft gewesen, weil die Lage zwischen Mund und After seine Herkunft sofort verräth. Die Umwandlung, die der Fuss erfahren hat, ist auch beim Trichter eine gewaltige. Ob es sich hierbei übrigens um Epipodien handelt, wie man annimmt, wollen wir nicht weiter untersuchen. Die Vergleichung dieser einzelnen als Pro-, Meso-, Meta-, Para- und Epipodium bezeichneten Theile des Fusses ist dann sehr erschwert, wenn es sich um modificirte Formen handelt, deren Zurückführung auf einander an und für sich schon Schwierigkeiten bereitet. Die Umwandlungs- und Anpassungsverhältnisse werden hier bei verschiedenen Formen recht differente Parthien des Fusses zur Entwicklung gebracht haben.

In den Cephalopoden hat die Molluskenorganisation ihre grösste Höhe erreicht. Wie sich im Bau des ausgebildeten Thieres die weitgehendste Differenzirung herausgebildet hat, so zeigt auch die Entwicklung die grösste Complication im Kreise der Mollusken und entfernt sich am weitesten von denjenigen Merkmalen (totale Furchung der Eier, Larvenformen etc.), welche wir als ursprünglich bei niederen und höheren Vertretern des Stammes kennen lernten.

Litteratur.

1. **Brooks, W. K.** *The development of the digestive tract in Molluscs. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 20. 1880.*
2. **Brooks, W. K.** *The acquisition and loss of food-yolk in Molluscan egss. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. No. 4. 1880. (Diese Arbeit wie auch die vorhergehende war uns nicht zugänglich.)*
3. **Giard, M. A.** *On the relationship of the Annelida and Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. Vol. 5. 1890.*
4. **Graff, L. von.** *Enantia spinifera, der Repräsentant einer neuen Polycladen-Familie. Mittheil. Naturw. Vereins Steiermark. Graz. 1889.*
5. **Hatschek, B.** *1) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878 und 2) Lehrbuch der Zoologie. Jena. 1888—91.*
6. **Jhering, H. von.** *Das Nervensystem und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1878.*
7. **Jhering, H. von.** *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. Sc. France et Belgique (A. Giard) T. XXIII. Paris. 1891.*
8. **Lankester, E. Ray.** *Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transactions. 1875.*
9. **Lankester, E. Ray.** *Contributions to the developmental history of the Mollusca. Phil. Transactions. 1875.*
10. **Lankester, E. Ray.** *Notes on the Embryology and Classification of the animal Kingdom etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVII. 1877.*
11. **Lankester, E. Ray.** *Artikel Mollusca in: Encyclopaedia Britannica. 9th Edition. Vol. XVI. 1883.*
12. **Lang, A.** *Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig. 1884.*
13. **Lang, A.** *Untersuchungen zur vgl. Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Tricladen. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
14. **Pelseneer, P.** *Sur l'épipodium des Mollusques. Bull. Scient. France et Belg. T. XIX, XXII, XXIII. 1888—1891.*
15. **Pelseneer, P.** *La classification générale des Mollusques. Bull. Scient. de la France et de la Belgique (A. Giard). T. XXIV. Paris. 1892.*
16. **Roule, L.** *Considération sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sc. Nat. Acad. Par. 7e sér. Zool. T. 11. 1891.*
17. **Simroth, H.** *Ueber einige Tagesfragen der Malacozoologie etc. Zeitschr. f. Naturw. 62. Bd. Halle. 1889.*
18. **Spengel, J. W.** *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*
19. **Thiele, J.** *Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1890.*
20. **Thiele, J.** *Die Stammesverwandtschaft der Mollusken etc. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 25. Bd. 1891.*

XXXI. Capitel.

PHORONIDEA.

Obwohl bereits die älteren Untersucher auf mannichfache Beziehungen im Bau der merkwürdigen Gattung Phoronis zu den Bryozoen aufmerksam gemacht haben, so wurde diese Form doch bisher gewöhnlich den Gephyrei inermes angeschlossen. Erst neuerdings wurde die Verwandtschaft derselben mit Bryozoen und Brachiopoden lebhafter betont (Ray Lankester, Caldwell No. 1, Cori No. 4 a). Die Uebereinstimmung mit diesen Gruppen bezieht sich vorwiegend auf die Anatomie des ausgebildeten Thieres; doch lassen sich auch die Larvenformen ungezwungen auf einander zurückführen.

I. Embryonalentwicklung.

Wir verdanken die Kenntniss der ersten Entwicklungsstadien von Phoronis den Untersuchungen von Kowalevsky (No. 6), Metschnikoff (No. 9), Foettinger (No. 5), Roule (No. 9 a) und Caldwell (No. 2). Letzterer Forscher, dessen Schilderung wir uns hier in den Hauptpunkten anschliessen, ist zu Ergebnissen gelangt, welche von denen der früheren Untersucher vielfach abweichen, so dass manche Verhältnisse einer neuerlichen Prüfung zu bedürfen scheinen.

Die Eier von Phoronis sollen nach Kowalevsky bereits in der Leibeshöhle des Mutterthieres befruchtet werden[1]). Sie gelangen durch die als Oviducte fungirenden, neben dem After ausmündenden Nephridial-Canäle nach aussen und befinden sich dann, umhüllt von der Dottermembran, an den Tentakelfäden des Mutterthieres festgeheftet, wo die erste Entwicklung bis zum Ausschlüpfen der jungen Brut durchlaufen wird. Die Furchung folgt dem totalen, inäqualen Typus; doch ist der Grössenunterschied zwischen den Blastomeren der animalen und vegetativen Hälfte nur ein unbeträchtlicher. Schon im vierzelligen Stadium kann man zwei kleinere und zwei grössere Blastomeren unterscheiden; das achtzellige Stadium zeigt vier kleinere und vier grössere Furchungskugeln sehr regelmässig angeordnet. Im weiteren Verlauf der regelmässig ablaufenden Furchung entwickelt sich bald eine kleine centrale

[1]) Cori hält diese Angabe für unwahrscheinlich und glaubt, dass die Befruchtung ausserhalb des Mutterkörpers im Seewasser stattfinde.

Furchungshöhle, und es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer anfangs rundlichen, dann nach der Richtung der späteren Längsaxe oval gestreckten Blastula, an der man einen aus grösseren Zellen bestehenden vegetativen (entodermalen) und einen kleinzelligen animalen Antheil unterscheiden kann. Die Längsaxe ist so gestellt, dass sie in die Ebene, welche die animale von der vegetativen Hälfte scheidet, zu liegen kommt.

Es entwickelt sich hierauf eine reine Invaginations-Gastrula (Fig. 688), deren Blastoporus ursprünglich oval ist (Fig. 688 *C*), aber bald in seinem hinteren Antheile spaltförmig wird und sich daselbst schliesst. Der vorderste, offen bleibende Theil des Blastoporus geht in die Mundöffnung der Larve (oder richtiger gesagt in die Schlundpforte derselben) über. Die Zellen im Bereich des hinteren verschlossenen Antheils des Blastoporus sind noch später in lebhafter Theilung begriffen und nehmen nach Caldwell lebhaften Antheil an der Mesodermbildung. Dieses ist besonders im Bereich eines dem hintersten Theil des Blastoporus entsprechenden Grübchens (Fig. 688 *D*, *g*) der Fall. Caldwell vergleicht die Verhältnisse von Phoronis mit den bei den Vertebraten sich vorfindenden und bezeichnet diese ganze spaltförmig sich schliessende Parthie des Blastoporus (Fig. 688 *D*) als Primitivstreifen, und eine in demselben sich kennzeichnende Vertiefung als Primitivrinne.

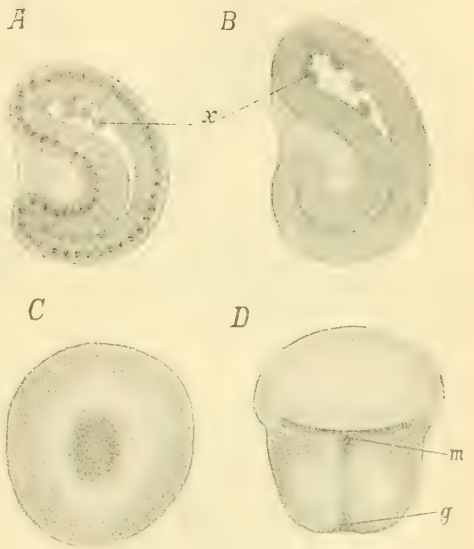


Fig. 688. Gastrulastadien von Phoronis.

A jüngeres, *B* älteres Stadium im optischen Durchschnitt (nach Metschnikoff). *x* Plasmakörper im Blastocöl (Mesenchymzellen?).

C und *D* ventrale Flächenansichten (nach Caldwell).

C Stadium mit ovalem Blastoporus.

D Stadium mit spaltförmig verschlossenem Blastoporus, *m* vorderer, offener Theil desselben, woraus der Mund der Larve hervorgeht, *g* hinterer, grübchenförmig vertiefter Theil der Primitivrinne. Die Abgrenzung eines Präoralappens ist an diesem Stadium deutlich.

Der Embryo macht inzwischen einige Gestaltveränderungen durch. Der vordere Abschnitt desselben quillt auf (Fig. 688 *D*) und zeigt so die erste Andeutung des späteren Kopflappens der Larve. Die Region des Primitivstreifs wächst nun stark in die Länge, so dass das oben erwähnte Grübchen völlig an das hintere Ende des Embryos rückt. Man kann die dem Blastoporus entsprechende Fläche als ventrale, die gegenüberliegende als Dorsalseite bezeichnen.

Sehr eigenthümlich gestaltet sich nach Caldwell (No. 2) die Entwicklung des Mesoderms. Entsprechend dem vordersten Abschnitt des Primitivstreifs zeigt der Entodermsack zwei seitliche, taschenförmige Aussackungen (Fig. 689 *A*, *d*), in deren Grunde durch Proliferation von den Entodermzellen Mesodermelemente (*m'*) sich ablösen. Wenn die-

selben in ziemlicher Anzahl gebildet sind, ordnen sie sich um zwei als Spalträume auftretende Cölomhöhlen (Fig. 689 *B*, *m'*). Diese Entstehung paariger Cölomsäcke durch Einwucherung lässt sich offenbar auf den Typus der Entstehung durch Abfaltung zurückführen. Weiter hinten schnüren sich einzelne Mesodermzellen von den Zellen des Primitivstreifs ab und treten in den Raum zwischen Ectoderm und Entoderm ein. Im hintersten Theil des Primitivstreifs ist das erwähnte Grübchen (Fig. 688*D*, *g*, Fig. 689 *C*, *g*) die Andeutung einer Einsenkung, welche bald in zwei zwischen Ectoderm und Entoderm sich nach vorne erstreckende Divertikel (Fig. 689 *C*, *m''*) auswächst, welche zu Cölomsäcken werden. Es sind auf diese Weise zwei Paare von Cölomsäcken gebildet worden, welche durch die im mittleren Theile entstandenen einzelnen Mesoderm-

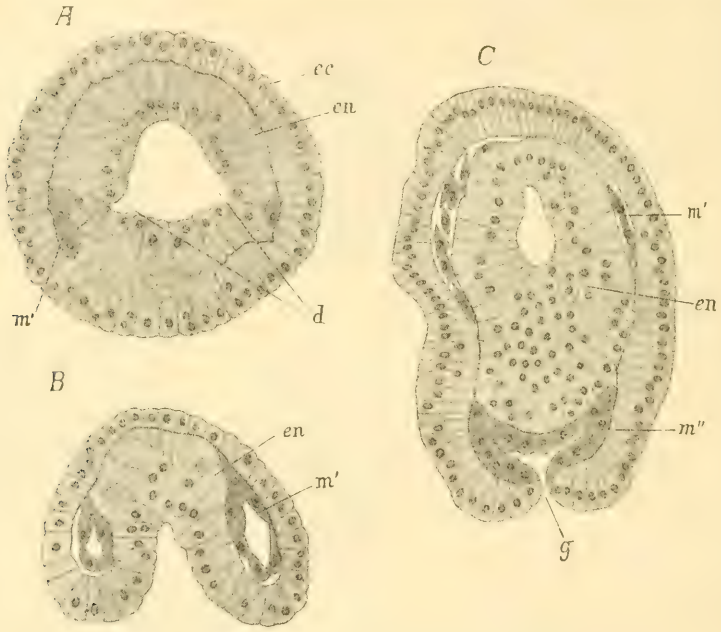


Fig. 689. Mesodermbildung bei Phoronis (nach Caldwell).

A Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos zur Zeit der Mesodermeinwucherung.

B Querschnitt durch ein älteres Stadium in der Höhe der Mundöffnung.

C Längsschnitt durch einen Embryo zur Zeit der Bildung der hinteren Cölomsäcke (*m''*). Die vorderen Cölomsäcke (*m'*) sind nur theilweise getroffen.

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *d* paarige Urdarmdivertikel, *g* Grübchen am hinteren Körperende, *m'* vorderes Paar, *m''* hinteres Paar von Cölomsäcken.

zellen unter einander verbunden sind. Nach der Entstehung des hinteren Paares von Cölomsäcken, welche vielleicht mit der Bildung der Nephridien in einem gewissen Zusammenhang steht, öffnet sich unter Betheiligung einer schwachen Ectodermeinsenkung ein Durchbruch des hintersten Darmtheils nach aussen, so dass auf diese Weise die Afteröffnung entwickelt ist.

Nach Metschnikoff (No. 9) und Foettinger (No. 5) bildet sich das Mesoderm in viel früheren Stadien als Caldwell angibt und zwar durch

eine Art Mesenchymbildung, indem einzelne Zellen in der Furchungshöhle des Blastulastadiums auftreten (Fig. 688 *A*, *B*, *x*). Die erwähnten Elemente sind nach Angabe der genannten Forscher ziemlich klein, so dass die Annahme Caldwell's, dass hier eine Verwechselung von in dem Blastocöl liegenden Plasmapartikelchen mit Mesodermzellen vorliege, einige Glaubwürdigkeit besitzt. Immerhin ist es möglich, dass der oben geschilderten Bildung der Cölomsäcke die Entstehung eines Mesenchyms vorhergeht.

Auch nach Roule (No. 9a) sollen bereits in dem Gastrulastadium einzelne Mesenchymzellen sich in der primären Leibeshöhle vorfinden. Später, nach Entstehung der Afteröffnung, sollen die Zellen des primären Entoderms zu den Seiten des Afters sich vermehren und auf diese Weise zwei solide Mesodermstreifen erzeugen, während einzelne, sich lostrennende Zellen sich den übrigen Mesenchymzellen beimischen.

Das vordere Paar der erwähnten Cölomsäcke, welche wir als Kopfhöhlen bezeichnen könnten, wächst nun nach vorne und erfüllt bald vollständig das Innere des Präorallappens. Es scheint, dass aus denselben nur die Lophophorhöhle (Fig. 691 *lh*) und die mit derselben zusammenhängende (?) Höhle im Epistom (Fig. 691 *ch*) des ausgebildeten Thieres hervorgeht, welche durch ein queres Diaphragma von dem hinteren Theil der Leibeshöhle getrennt bleiben. Letzterer geht aus dem hinteren Paar von Cölomsäcken hervor, und das in der Medianebene gelegene, den Darm suspendirende Mesenterium (Fig. 691 *ms*) erhält sich hier zeitlebens. Es kommen aber auch noch secundäre, laterale Mesenterien hinzu.

Mit der Entwicklung des Präorallappens, der Ausbildung des Darmkanals in seinen Hauptabschnitten und der Entwicklung der Cölomsäcke sind die Haupttheile des Embryos angelegt, der sich nun bald mit einem allgemeinen Wimperkleide bedeckt. Es bilden sich nun zunächst an zwei bestimmten Stellen Verdickungen des Ectoderms. Die vordere, an dem Scheitel des Embryos sich entwickelnde, kann als das Homologon der Scheitelplatte anderer Larven betrachtet werden (Fig. 689a, 690 *B*) und liefert das als Gehirn zu bezeichnende Ganglion[1]), welches hier zeitlebens seine ursprüngliche epitheliale Lagerung beibehält. Eine zweite Verdickung des Ectoderms tritt hinter dem Munde als bewimperter, halbkreisförmiger Wulst auf. Aus diesem, welcher einem postoralen Wimperkranz gleichzustellen ist, entwickelt sich die Reihe der larvalen Tentakel Fig. 689a, 690 *B*) und der längs deren Ansatz hinziehende Nervenstrang. Die Tentakel beginnen schon frühzeitig als Ausstülpungen der Körperwand zu sprossen. Ihre Vermehrung geht in der Weise vor sich, dass das am meisten dorsalwärts gelagerte Paar stets das jüngste ist (Fig. 689a, 690 *B*). Wenn die Tentakelreihe auf die Umbildung eines postoralen Wimperkranzes zurückzuführen ist, so können wir einen am Rande des Präorallappens auftretenden, stärker bewimperten Wulst als präoralen Wimperkranz auffassen. Es wächst hierauf die hintere Körperparthie, welche die dorsalwärts gerückte Afteröffnung trägt, zu einem umfangreichen Zapfen aus, dessen Ende sich mit einem circumanalen Wimperreifen bedeckt (Fig. 690 *C* und *D*, 689a). Man kann dann an der nun als Actinotrocha (Fig. 689a, 690 *B* und *C*) zu bezeichnenden Larve drei Körperabschnitte unterscheiden: 1. den Präorallappen, 2. den post-

[1]) Allerdings wird, wie wir unten sehen werden, der Präorallappen sammt dem Gehirn der Larve während der Metamorphose abgeworfen. Da diese Theile jedoch später durch Regeneration ersetzt werden, so können wir dieselben immerhin theoretisch auf die entsprechenden Parthien der Larve zurückbeziehen.

oralen Abschnitt, welcher den Tentakelkranz trägt und welcher die hintere Körperparthie schürzenförmig bedeckt, und 3. den hinteren oder analen Abschnitt.

Die geschilderten Umwandlungen, welche zur Ausbildung der Actinotrochaform führen, gehören schon dem freien Larvenleben an. Die jüngste, eben aus dem Ei gekommene Larve (Fig. 690 *A*) entbehrt noch des Tentakelkranzes und lässt nur in zwei kleinen, neben dem After gelegenen Zipfeln die Anlagen der ersten Tentakel erkennen.

II. Metamorphose.

Die Phoronislarve (Fig. 689*a*, 690 *B*), deren Gestalt wir oben geschildert haben, wurde von Joh. Müller entdeckt und als Actinotrocha branchiata beschrieben und von Wagener, Gegenbaur u. A. genauer untersucht. Krohn (No. 7) und Schneider (No. 10) beobachteten ihre Metamorphose in ein gephyreenähnliches Wesen genauer. Der Nachweis, dass Actinotrocha die Jugendform der durch Wright entdeckten Phoronis sei, wurde von Kowalevsky (No. 6) erbracht. Seither ist die Metamorphose von Phoronis durch Metschnikoff (No. 8), Wilson (No. 11) und Caldwell (No. 1) genauer bekannt geworden.

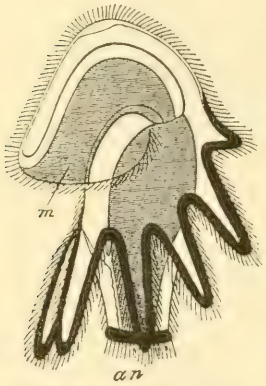


Fig. 689a. Phoronis-Larve (Actinotrocha), nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch. *m* Mund, *an* After.

Die nächsten Veränderungen der Actinotrocha bestehen in einem einfachen Grössenwachsthum unter ständiger Vermehrung der Tentakelzahl. Gleichzeitig kommt vor der Scheitelplatte ein Sinnesorgan zur Entwicklung, zu welchem bei einer Art auch noch vier Augenflecke hinzukommen. Es entwickeln sich nun auch die für die einzelnen Arten charakteristischen, auf dem Kopflappen und den Tentakeln sich findenden Pigmentflecken.

Es treten nun jene Anlagen auf, welche dazu bestimmt sind, die larvalen Organe durch definitive Bildungen zu ersetzen. Zunächst entwickelt sich an der ventralen Fläche des hintersten Körperabschnittes eine Einstülpung der Leibeswand (Fig. 690 *C*, *iv*), an welcher man deutlich die beiden Schichten der letzteren (Ectoderm und somatisches Mesoderm) unterscheiden kann. Diese Einstülpung, welche bald zu einem im Innern des Körpers gelegenen, vielfach gewundenen Schlauch auswächst, stellt, wie wir sehen werden, die Anlage des grössten Theils der Leibeswand des ausgebildeten Thieres dar. Es entwickeln sich nun auch an der Basis des Tentakelkranzes kleine Stummel, aus denen die definitiven Tentakel der Phoronis hervorgehen (Fig. 690 *D*).

Sind diese Bildungen angelegt, so sinkt die Actinotrocha zu Boden, und es tritt nun der kritische Augenblick für den Beginn der Metamorphose ein, welche sich binnen einer Viertelstunde vollzieht. Sie wird eingeleitet durch die Ausstülpung des oben erwähnten Schlauches, (Fig. 690 *D*), welcher sich wie ein Schneckenfühler vorstreckt. Da der Darmkanal mittelst der Mesenterien an das innere Ende dieses Schlauches befestigt ist, so muss er bald der eingeleiteten Bewegung folgen und ge-

räth auf diese Weise in das Innere des nun vollständig ausgestülpten Schlauches (Fig. 690 *E*). Während dieser Verwandlung verlieren die übrigen Theile des Larvenkörpers an Turgescenz. Es kommen hierdurch die Mundöffnung und die Afteröffnung auffallend nahe an einander zu liegen. Nun wird der Präorallappen der Larve abgeschnürt. Er verliert seinen Zusammenhang mit dem Körper, geräth in den Oesophagus und wird schliesslich verdaut. Dasselbe Schicksal theilen die Larvententakel und der circumanale Wimperkranz. Auch sie werden abgestossen und verschluckt. Es resultirt hieraus, dass im Bereiche der Mundregion

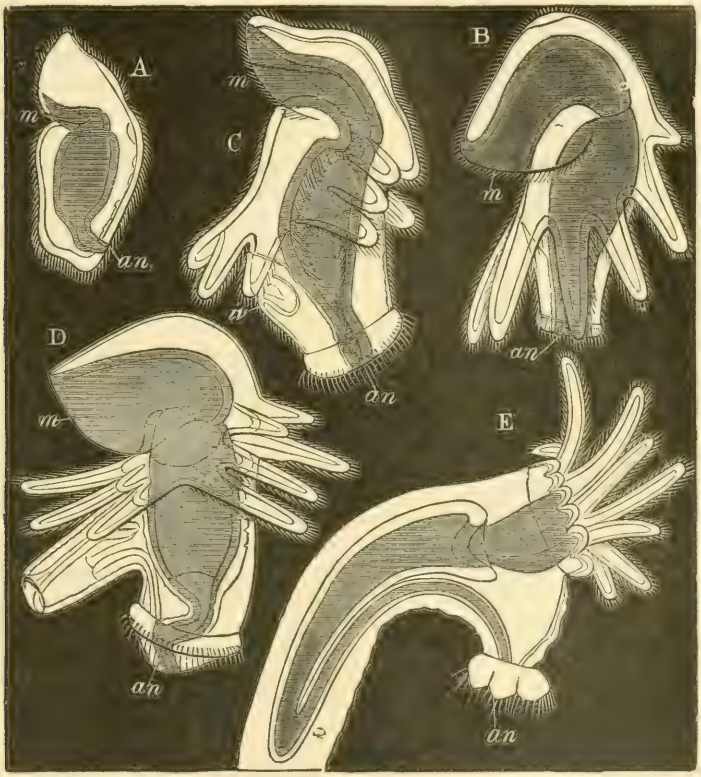


Fig. 690. Metamorphose der Phoronis-Larve (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch).

A Junge Larve.

B Larve nach Entwicklung des postoralen Tentakelkranzes.

C Larve mit beginnender Einstülpung *iv*, aus welcher der hintere Körperabschnitt der Phoronis hervorgeht.

D Stadium mit theilweiser und

E mit vollständiger Ausstülpung der erwähnten Einstülpung.

an After, *iv* Einstülpung, aus welcher der hintere Körperabschnitt der Phoronis hervorgeht, *m* Mund.

durch umfängliche Regenerationsvorgänge für die verlorenen Larvenorgane Ersatz geschaffen werden muss. Dass die Anlage des definitiven Tentakelkranzes, welcher sich bald zur Gestalt eines hufeisenförmigen Lophophors umbildet, früh zu bemerken ist, haben wir oben erwähnt.

Es ist durch diese merkwürdige Metamorphose ein Thier producirt worden, dessen Körper zum grossen Theil aus einer Verlängerung der Ventralseite der Larve hervorgegangen ist. Dagegen hat die Dorsalseite eine beträchtliche Verkürzung erfahren und ist in der kurzen, zwischen Mund und After sich erstreckenden Parthie zu erkennen.

Wir haben noch einige Punkte der **Organentstehung** genauer zu besprechen. Die Nephridien von Phoronis, welche neuerdings durch Caldwell (No. 1) und Cori (No. 4 und 4a, vgl. auch Litt. d. Bryoz. Ect. No. 46) genauer studiert worden sind, stellen am ausgebildeten Thiere schlingenförmig gebogene, paarige, wimpernde Kanäle dar, welche neben der Afteröffnung nach aussen münden (Fig. 691 *n*). Dieselben sind im Bereiche des vorderen Leibeshöhlenabschnittes, doch retroperitoneal gelegen und öffnen sich mittelst eines Wimpertrichters in den hinteren Theil der Leibeshöhle. Diese in ihrem Bau den Segmentalorganen der Anneliden vergleichbaren Nephridien sollen nach Caldwell durch Umwandlung der von ihm in der Actinotrocha gefundenen larvalen Nephridien entstehen. Letztere erinnern mehr an den Bau der Kopfniere der Anneliden. Es sind paarige Kanäle, welche hinter dem Diaphragma zu beiden Seiten des eingestülpten, ventralen Sackes nach aussen münden, und deren inneres, blindes Ende mit einer Anzahl excretorischer Zellen im Zusammenhang steht. Letztere sind sternförmig und münden mittelst eines feinen Kanälchens in den gemeinschaftlichen Sammelgang. Hinsichtlich der Entstehung dieser larvalen Niere glaubt Caldwell in den paarigen Sammelgängen den Rest der Communication erblicken zu können, welche die hinteren Cölomsäcke mittelst des obenerwähnten Grübchens mit dem umgebenden Medium hatten. Die excretorischen Zellen dagegen würden aus den somatischen Mesodermzellen selbstständig ihren Ursprung nehmen.

Besonders ausgezeichnet ist Phoronis durch den Besitz eines am Darm und in den Tentakeln sich verzweigenden, geschlossenen Blutgefässsystems, in welchem eine mit rothgefärbten Blutkörperchen erfüllte Flüssigkeit circulirt. Das Genauere der Entstehung dieses Blutgefässsystems ist bisher noch nicht bekannt geworden, doch scheint es, dass die Gefässe als Spalten im splanchnischen Blatte des Mesoderms ihren Ursprung nehmen. Während nach Cori das Gefässsystem des ausgebildeten Thieres ein vollständig geschlossenes ist, scheint in der Larve eine Communication zwischen demselben und dem Kopftheil der Leibeshöhle zu existiren. In letzterem sollen die Blutkörperchen in Massen angehäuft ihre Entstehung nehmen.

III. Allgemeines.

Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass die Actinotrocha leicht als eine einigermaassen abgeänderte Trochophora-Form aufgefasst werden kann. Wir finden an ihr die Andeutung eines präoralen, den zu einer Tentakelreihe umgewandelten postoralen Wimperkranz und die charakteristische Scheitelplatte. Von besonderer Wichtigkeit ist die Ausbildung des Mesoderms. Dasselbe ist in zwei Paaren von Cölomsäcken angeordnet, welche aber nicht völlig äquivalent zu sein scheinen, da nach Caldwell die Art der Entstehung beider Paare eine verschiedene ist. Das vordere Paar von Cölomsäcken liefert die Kopfhöhle (Lophophorhöhle), das hintere Paar die gesammte Leibeshöhle des ausgebildeten Rumpfes. Ein beide Theile der Leibeshöhle trennendes, queres Diaphragma

findet sich an der Actinotrocha in der Höhe des Tentakelkranzes. Die Nephridien kommen dem hinteren Cölomabschnitt zu.

Wir können demnach an der Actinotrocha sowohl, als an der ausgebildeten Phoronis einen Kopfabschnitt und einen Rumpfabschnitt des Körpers unterscheiden. Im Uebrigen ist der Körper unsegmentirt, und es finden sich keine Anzeichen, welche darauf hindeuten, dass Phoronis von segmentirten Vorfahrenformen abstamme.

Die Metamorphose gibt wichtige Anhaltspunkte für die Orientirung und Auffassung der ausgebildeten Phoronis. Wir erkennen, dass der Hauptheil des Körpers seine Entstehung einem übermässigen Anwachsen der Ventralseite verdankt. Es folgt hieraus, dass die Längsachse des fertigen Thieres zu der der Actinotrocha eine senkrechte Lagerung einnimmt. Die Dorsalseite ist verkürzt und auf die kurze Strecke zwischen Mund und After (Fig. 691 *m—a*) beschränkt (Caldwell). Wenngleich die Larvenorgane abgestossen werden, so können wir doch die an ihrer Stelle auftretenden Bildungen als ihre vollen Aequivalente betrachten. Wir werden demnach auch den Tentakelkranz des ausgebildeten Thieres von dem postoralen Wimperkranz einer trochophoraähnlichen Vorfahrenform abzuleiten haben und ebenso das Epistom als den umgewandelten Präoral-lappen ansprechen.

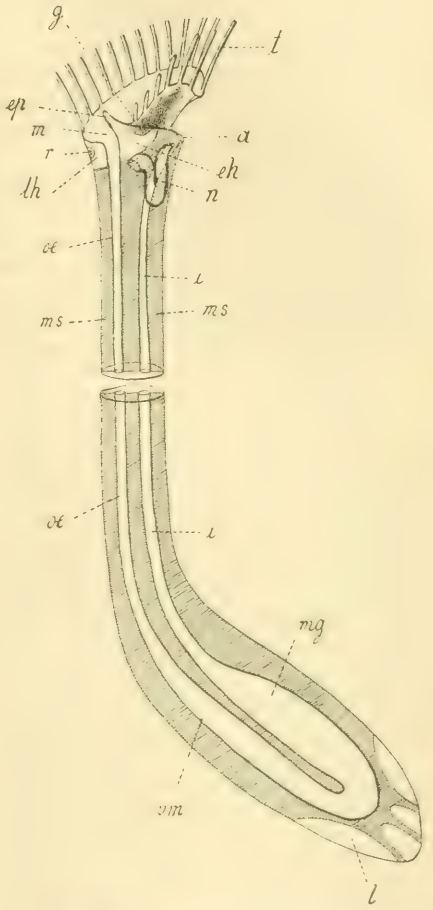


Fig. 691. Schematische Darstellung eines Medianschnittes von Phoronis (im Anschlusse an Cori).

a After, *eh* Epistomhöhle, *ep* Epistom, *g* Ganglion, *i* Intestinum, *l* Lücken im Mesenterium, *lh* Lophophorhöhle, *m* Mund, *mg* Magen, *ms* dorsoventrales Mesenterium, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *r* Ringnerv, *t* Tentakeln, *vm* Vormagen.

Die merkwürdige Metamorphose von Phoronis entspricht gewiss keinem phylogenetischen Verhalten. Bei den wurmförmigen, vielleicht im Sande oder schon in Röhren lebenden Vorfahren werden wir eine ganz successive Verlagerung der Afteröffnung längs der dorsalen Mittellinie nach vorne anzunehmen haben, wie dies z. B. bei den Sipunculiden der Fall ist. (Vgl. oben pag. 241.)

Es hängt wohl mit der tubicolen Lebensweise zusammen, dass im Rumpfabschnitt der ausgebildeten Phoronis die Symmetrieverhältnisse

schwankend zu werden beginnen. So liegt ein Längsnervenstamm zur linken Seite, während im Querschnitt der Fiederplättchen der Längsmuskulatur bei Phoronis psammophila nach Cori (No. 4) eine neue, gegen die ursprüngliche verlagerte Symmetrieebene sich geltend macht. Ja, in dem Auftreten secundärer und tertiärer Mesenterien, die ein ganz bestimmtes Intervall von Fiederplättchen zwischen sich lassen, ist die Tendenz der Entwicklung des Radiärtypus angedeutet.

Es sei hier darauf hingewiesen, dass bei Phoronis häufig der Kopfabschnitt des Thieres verloren geht und durch Regeneration ersetzt wird. Schon Van Beneden kannte diesen Verlust der Tentakelkrone. Nach Cori (No. 4 a) geht die Tentakelkrone und mit dieser ein Stück des Oesophagus, das Epistom, das Ganglion, die sogenannten Lophophororgane, der Blutgefässring und vielleicht auch die Nephridien verloren. Ein spontanes Abwerfen des Kopfabschnittes findet besonders dann statt, wenn die Thiere unter ungünstige Existenzbedingungen kommen. Es erinnert dieser Vorgang durchaus an das Abwerfen der Köpfchen bei Pedicellina und bei den Tubularien; aber es findet sich derselbe Process auch bei den ectoprocten Bryozoen in dem bekannten Vorgange der Auflösung und nachfolgenden Regeneration des Polypids (vgl. unten pag. 1225).

Litteratur.

1. **Caldwell, W. H.** *Preliminary note on the structure, development and affinities of Phoronis. Proc. R. Soc. London. Vol. 34. 1882—1883.*
2. **Caldwell, W. H.** *Blastopore, Mesoderm and Metameric Segmentation. Quart. Journ. Micr. Science 1885. (2). 25. Bd.*
3. **Claparède, E.** *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Leipzig. 1863.*
4. **Cori, J.** *Beitrag zur Anatomie der Phoronis. Inaug.-Diss. Prag. 1889.*

4a. **Cori, C. J.** *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1891.*

5. **Foettinger, A.** *Note sur la formation du mésoderme dans la larve de Phoronis hippocrepia. Arch. de Biol. Tom. 3. 1882.*
6. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Anatomie und Entwicklung von Phoronis. (Inaug.-Diss. Russisch.) Petersburg. 1867. Von Leuckart in den Jahresberichten des Archivs für Naturg. 33. Bd. 1867 genau referirt.*
7. **Krohn, A.** *Ueber Pilidium und Actinotrocha. Arch. für Anat. und Physiol. 1858.*
8. **Metschnikoff, E.** *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
9. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryol. Studien. 3) Ueber die Gastrula einiger Metazoën Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

9a. **Roule, L.** *Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (Phoronis Sabatieri n. sp.). Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 110. 1890.*

10. **Schneider, A.** *Ueber die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. Arch. f. Anat. und Phys. 1862.*
11. **Wilson, E. B.** *The origin and significance of the metamorphosis of Actinotrocha. Quart. Journ. Micr. Sc. 21. Bd. 1881.*

Vergl. ausserdem die älteren Angaben von Joh. Müller, Wagener, Gegenbaur, Leuckart und Pagenstecher etc.

XXXII. Capitel.

BRYOZOA ECTOPROCTA.

Systematik: A. Phylactolaemata.

Süsswasserformen, mit hufeisenförmigem, in zwei Arme verlängertem Lophophor, mit Epistom über der Mundöffnung. (Cristatella, Plumatella, Lophopus, Pectinatella, Fredericella).

B. Gymnolaemata.

Meist marin: mit kreisförmigem Lophophor; ohne Epistom.

I. **Cyclostomata.** Mündungen der Zoöcien endständig, rund, nicht verschliessbar, ohne Anhänge (Crisia, Diastopora, Hornera, Tubulipora, Frondipora).

II. **Ctenostomata.** Mündungen der Zoöcien endständig, durch leisten- oder borstenartige Vorsprünge der Tentakelscheide verschliessbar.

1. Halcyonellea. (Alcyonidium, Pherusa, Flustrella).
2. Stolonifera = Vesicularüidae. (Vesicularia, Amathia = Serialaria, Bowerbankia, Farella, Hypophorella; hierher auch die Süsswasserformen: Paludicella und Victorella.

III. **Chilostomata.** Mündungen der Zoöcien in der Regel nicht endständig, meist durch einen beweglichen Deckel verschliessbar.

1. Stolonata. (Aetea, Eucratea.)
2. Radicellata.
   a. Cellularina. (Cellularia, Scrupocellaria, Bugula.)
   b. Flustrina. (Flustra, Membranipora.)
   c. Escharina. (Retepora, Microporella, Eschara, Lepralia, Schizoporella.)

I. Eibildung, Befruchtung, Lage des Embryos.

Die Genitalproducte der ectoprocten Bryozoen entstehen in Zellanhäufungen, welche als Wucherungen des mesodermalen sog. Parenchymgewebes (marine Ectoprocten) oder des demselben entsprechenden Peritonealepithels (Phylactolämen) an der Innenseite der Körperwand

(Endocyste) oder in den Strängen des sog. Funiculargewebes angelegt werden. Vielfach finden sich die Ovarien ursprünglich an der Neuralwand (Rückseite) im vorderen oder mittleren Körpertheil, während der Hoden an der Basis in der Zelle (im proximalen Theil) gelegen ist. Bei den Süsswasserbryozoen zeigt sich häufig eine gewisse Beziehung der Genitalanlagen zu dem als Funiculus bezeichneten Mesenterialstrang. So liegen bei Paludicella die Eier an der Leibeswand nahe der Insertion des oberen Funiculus, während die Spermatozoen an dem Basaltheile des unteren Funiculus entstehen. Bei den Phylactolämen dagegen liegt das Ovarium an der oralen Körperwand, während die Spermatozoen in der Regel am oberen Theile des Funiculus in traubigen Massen entwickelt werden. Bei Cristatella entstehen die Spermatozoen an den mesodermalen Septen der Leibeshöhle.

Die Geschlechtsproducte gelangen in die Leibeshöhle, und hier findet bei einigen Formen die Befruchtung statt. Da die Bryozoen im Allgemeinen hermaphroditisch sind, und es schwierig ist, anzugeben, auf welchem Wege fremde Spermatozoen in die Leibeshöhle gelangen können, hat man das Vorkommen von Selbstbefruchtung angenommen. Die Eier durchlaufen nun entweder ihre ganze Embryonalentwicklung bis zum Ausschwärmen der bewimperten Larven in der Leibeshöhle der Thiere, oder sie gelangen durch Dehiscenz der Körperwand in die Tentakelscheide (nach den Beobachtungen von Joliet [No. 17] bei Valkeria und nach Ostroumoff [No. 26] bei Lepralia und Vesicularia), in deren Höhlung sie die Embryonalstadien bis zum Ausschlüpfen der Larven durchlaufen, oder aber es werden die Eier (wie bei vielen Chilostomen) von besonderen, durch Körperausstülpung entstandenen Bruträumen aufgenommen, sogenannte Oöcien oder Ovicellen, welche man als eigene, zum Zweck der Brutpflege metamorphosirte Individuen des polymorphen Bryozoenstockes erklärt hat.

In jenen Fällen, in welchen die Larven ihre ersten Entwicklungsstadien in der Leibeshöhle des Mutterthieres entwickeln, schwärmen dieselben entweder durch die Mündung des Zoöciums aus, nachdem das zugehörige Polypid eine Rückbildung erfahren hat, oder es findet sich am Polypid in der Nähe der Basis der Tentakeln eine besondere Oeffnung für den Austritt der Embryonen. Eine solche fand Van Beneden bei Farella und Ehlers bei Hypophorella.

Bei einigen wenigen Gymnolämen (Alcyonidium gelatinosum, Membranipora pilosa) haben Farre, Smitt und Hincks einen flaschenförmigen bewimperten Kanal (Nephridium?) aufgefunden, welcher die Leibeshöhle mit dem umgebenden Medium in Communication setzt und zwischen den Tentakeln nach aussen mündet. Neuerdings hat Prouho (No. 28a) bei einigen Alcyonidiumarten Beziehungen dieses sogenannten „Intertentacularorgans“ zur Eiablage beobachtet. Bei Alcyonidium albidum werden die Eier wahrscheinlich bereits in der Leibeshöhle befruchtet und umgeben sich sodann mit einer weichhäutigen Schale, worauf sie bei ausgestrecktem Polypid des Mutterthieres durch das Intertentacularorgan in das umgebende Medium entleert werden, wo sie ihre weitere Entwicklung durchlaufen. Complicirtere Verhältnisse finden sich bei Alcyonidium duplex. Hier bringt zur Zeit der Geschlechtsreife das in dem Zoöcium befindliche Polypid, welches des Intertentacularorgans entbehrt, zunächst Spermatozoen zur Entwicklung (männliches Polypid). Gleichzeitig wird an der aboralen Seite des Zoöciums ein zweites, mit Ovarium und Intertentacularorgan versehenes Polypid pro-

ducirt (weibliches Polypid), worauf das männliche Polypid bald einer Degeneration anheimfällt. Die befruchteten und mit einer Schale versehenen Eier gelangen wahrscheinlich durch das Intertentacularorgan in die Tentakelscheide, wo sie sich mittelst eines feinen Stieles festheften und ihre weitere Entwicklung durchlaufen. Wenn das Polypid hervorgestreckt wird, wird auch jene Parthie der Tentakelscheide, welche die Eier trägt, ausgestülpt. In dieser Lage wird die Eischale gesprengt, und die Larve schwärmt frei aus.

Die ursprünglich aus kleinen, indifferenten Zellen bestehenden Ovarien lassen sehr bald in ihrem Inneren einige (2—5) junge Eizellen erkennen, während die übrigen Zellen sich um dieselben zu einem Follikelepithel gruppiren (Vigelius). Von den jungen Eizellen wachsen anfangs zwei mächtiger an; in der Regel erlangt aber bloss ein Ei die völlige Reife. Dieses bleibt mit dem Ovarium zunächst durch einen Strang in Verbindung, während der Ovarialrest sich an die Leibeswand zurückzieht, um später einem weiteren Ei zur Ursprungsstätte zu dienen. Ueber die Verhältnisse der Eireifung und die Oöcien der Phylactolämen vgl. unten pag. 1205 und 1206.

Merkwürdige Verhältnisse der Embryogenese fand Harmer (No. 15) bei Crisia, bei welcher Form die reifen Oöcien eine grosse Zahl von Embryonen enthalten. Neben diesen findet sich ein protoplasmatisches, kernhaltiges Netzwerk, welches fingerförmige Fortsätze aussendet, von deren freien Enden die Embryonen wie Knospen abgeschnürt werden. In ganz jungen Oöcien dagegen findet sich die von dem Follikel umhüllte Eizelle, und es scheint, dass aus dieser das obenerwähnte fingerförmige Knospungsorgan, welches die Embryonen producirt, hervorgeht. Wir hätten demnach bei Crisia eine Vermehrung der Embryonen durch frühzeitige Theilung des primären Embryos. Die reifen Larven schwärmen durch die röhrenförmige Oeffnung des Oöciums nach aussen.

Nach Van Beneden und Pergens steht die Eireife mit der Auflösung des Polypids [1]) und dessen späterer Regeneration bei einigen Formen (Flustra truncata, Microporella malusii, Bugula simplex und turbinata) in einem gewissen gesetzmässigen Zusammenhang, so dass, wenn das Ei seine volle Reife erlangt, das Polypid der Histiolyse anheimfällt und zu einem braunen Körper umgewandelt wird. Während der Eierstock ein neues Ei zur Reife bringt, bildet sich ein neues Polypid aus. Ueber das Nähere dieser Regenerationsvorgänge vgl. unten pag. 1225. Hierher sind auch die oben angeführten Beobachtungen von Prouho an Alcyonidium duplex zu rechnen. Auch bei den Phylactolämen wird in der Regel während der Ausbildung der Embryonen und der Statoblasten das zugehörige Polypid rückgebildet, ohne dass jedoch eine spätere Regeneration desselben erfolgt.

---

[1]) Die Ausdrücke „Polypid“ und „Cystid“ entsprechen einer älteren Anschauungsweise, wonach das die Kammerwandung bildende Cystid ein Individuum darstellt, welches auf ungeschlechtliche Weise durch Knospung das Polypid hervorgehen lässt. Jede Kammer des Bryozoenstockes, bestehend aus Polypid und Cystid, würde dann ein Doppelindividuum oder eine Miniaturcolonie darstellen. Diese Anschauungsweise war in der durch die erwähnten Rückbildungs- und Regenerationsvorgänge sich bekundenden grossen Selbständigkeit des Polypids begründet. Wenngleich wir dieselbe nicht theilen, halten wir doch an diesen eingebürgerten Ausdrücken fest. Für uns ist demnach das Cystid der untere Theil der Leibeswand, während das Polypid den retractilen vorderen Körperabschnitt mit dem daran hängenden Darmkanal repräsentirt. Beide zusammen sind nur Theile eines Individuums.

II. Embryonalentwicklung.

Die reifen, rundlichen oder ellipsoidischen Eier sind von einer hyalinen Membran umhüllt, welche von Pergens als Chorion gedeutet wird. Man erkennt an ihnen einen bläschenförmigen Kern mit rundem Kernkörperchen und einen körnigen, häufig gelb oder bräunlich gefärbten Dotter. Entsprechend dem animalen Pole finden sich zwei Richtungskörperchen von meist ungleicher Grösse.

Die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies der marinen Ectoprocten sind durch Barrois (No. 6 und 7 an Lepralia), Repiachoff (No. 32 an Tendra zostericola, No. 34 an Bowerbankia), Vigelius (No. 39 an Bugula calathus) und Pergens (No. 27 an Microporella malusii) genauer bekannt geworden. Die Furchung ist hier eine totale und annähernd äquale (Fig. 692). Durch eine meridionale Furche wird das zweizellige, und durch eine auf die erste senkrecht stehende Meridionalfurche das vierzellige Stadium erreicht, welches durch eine nun folgende Aequatorialfurche in das regelmässige achtzellige Stadium übergeht (Fig. 692 *A*). Vielfach kann man in diesem Stadium bereits ein kleines Blastocöl erkennen und durch — wenn auch oft geringfügige — Grössendifferenzen die vier Blastomeren des animalen Antheils von denen des vegetativen unterscheiden. Die weitere Segmentation zeigt nun eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit. Das 16zellige Stadium wird erreicht durch das Auftreten zweier Furchen, welche zu beiden Seiten der ersten Meridianebene liegen und mit dieser parallel verlaufen. Es resultirt hierdurch ein Embryo, bei dem jede Hälfte aus 8 Zellen (und zwar in 2 Reihen zu je 4 angeordnet) besteht (Fig. 692 *B*). Durch eine ähnliche Theilung wird das 32zellige Stadium (Fig. 692 *C*) erreicht, indem zwei der zweiten Meridionalfurche parallele und zu ihren Seiten liegende Furchen durchschneiden. Es besteht jede Hälfte des so entstandenen Embryos aus 4 Reihen von je 4 Zellen. Es resultirt aus diesen und den nun folgenden unregelmässigeren Theilungen eine im Ganzen einer biconvexen Linse gleichende Blastula (Fig. 692 *D*). Nun macht sich schon eine regere Theilung der Zellen des animalen (späteren aboralen) Poles bemerkbar, während vom vegetativen Pole aus 4 Entodermzellen in das Blastocöl einwandern (Fig. 692 *E*). Sobald die Entodermzellen ins Innere gerückt sind, scheinen sich die umgebenden Ectodermzellen an einander zu schliessen. Wir können den hier beschriebenen Typus der Entodermbildung auf die polare Einwucherung zurückführen. Vielfach macht sich während dieses Processes eine flache Einsenkung der Region des vegetativen Poles bemerkbar.

Nachdem sich das Ectoderm vollkommen geschlossen hat, tritt eine Vermehrung der 4 Entodermzellen ein, deren Derivate sich nun um einen kleinen, rings vollkommen geschlossenen Spalt (Urdarmhöhle) gruppiren (Fig. 692 *F*). Diese Anordnung wird später meist verwischt, die Entodermzellen vermehren sich noch weiter und liefern schliesslich ein dem embryonalen Bindegewebe nahestehendes Mesenchym (das sogenannte Füllgewebe Fig. 692 *G*, *z*), welches das ganze Blastocöl vollkommen erfüllt. Dieses Gewebe, welches für die spätere Entwicklung ziemlich bedeutungslos ist, und eine mehr passive Rolle spielt, nimmt bald einen reticulären Charakter an (Fig. 695 *B*, *f*, pag. 1199). Während dieser Vorgänge im Inneren haben sich am Rande des biconvexen Embryos zwei Zellreihen durch Grösse bemerkbar gemacht (Fig. 692 *E* und *F*),

von denen die eine in späteren Stadien zu bedeutender Mächtigkeit anwächst und die Anlage des als Corona (Fig. 692 *G*, *c*) bezeichneten Wimperkranzes oder bewimperten Gürtels der Larve darstellt.

Aus dem Füllgewebe entwickeln sich nach erfolgter Festsetzung der Larve die mesodermalen Theile des ersten sedentären Individuums (Primärzoöciums), nämlich die an der Innenseite der Endocyste gelegene parietale Mesodermschicht und die Aussenschicht der säckchenförmigen Polypidanlage (Fig. 698 *b*, pag. 1202). Der übrige Theil des Füllgewebes vereinigt sich mit den aus der Degeneration der Larvenorgane hervorgegangenen Zellmassen zu einem mit Zellresten, Nahrungsdotterkörnchen und Detritus erfüllten rund-

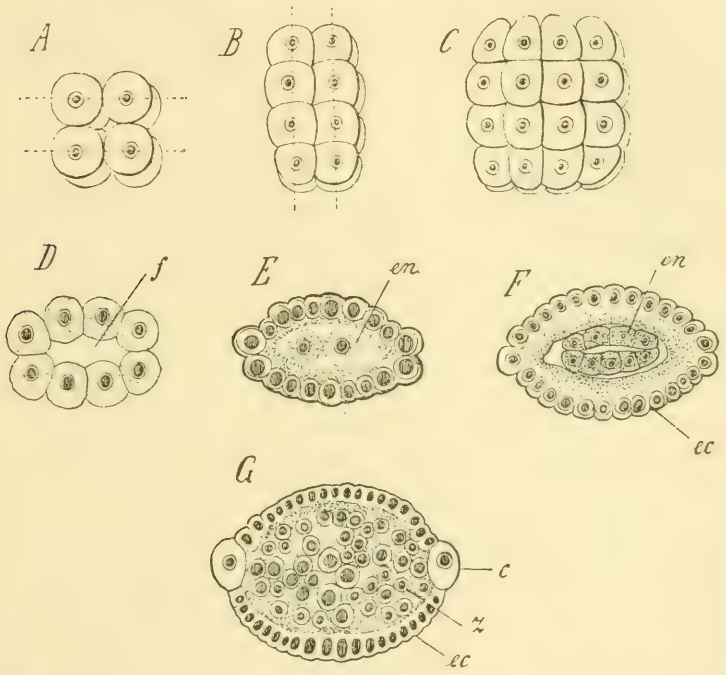


Fig. 692. Furchungs- und Embryonalstadien von Bugula calathus (nach Vigelius).

A Stadium mit 8 Blastomeren, *B* Stadium mit 16 Blastomeren, *C* Stadium mit 32 Blastomeren, sämmtlich in der Ansicht von oben. Die punktirten Linien in *A* und *B* deuten die Richtung der nächstfolgenden Furchen an.

D Blastulastadium im Verticalschnitt. *E* und *F* Gastrulastadien, *G* ein späteres Entwicklungsstadium.

c Coronazellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle, *z* aus dem primären Entoderm hervorgegangenes Füllgewebe.

lichen Ballen (sog. braunen Körper), welcher bei der Entwicklung des ersten Polypids als Nahrungsmaterial verwendet und aufgebraucht wird.

Das sog. Füllgewebe geht direct aus dem primären Entoderm des Gastrulastadiums hervor. Eine Sonderung dieses Keimblattes in Mesoderm und definitives Entoderm findet daher in der Regel nicht statt. Es wurde allerdings von Barrois (No. 7) für Lepralia unicornis das Auftreten einer solchen Sonderung behauptet, wobei das Mesoderm eine Anordnung in paarige Mesodermstreifen aufweisen sollte. Doch hat diese Beobachtung durch spätere

Untersuchungen an verschiedenen Gattungen keine weitere Bestätigung erfahren. Bei jenen wenigen Formen, denen ein ausgebildeter Darmkanal zukommt, muss natürlich eine Trennung von Mesoderm und definitivem Entoderm stattfinden. Schon in früheren Stadien (entsprechend der Fig. 692 *F*) wurde von Prouho (No. 28b) an den Embryonen von Alyconidium und Membranipora pilosa (Cyphonautes) eine Sonderung von Entoderm und Mesoderm wahrgenommen, ohne dass jedoch über die Entstehung des Mesoderms Genaueres beobachtet werden konnte.

Aus dem so entstandenen Embryo (Fig. 692 *G*), an dem man zwei Körperschichten (Ectoderm und Füllgewebe = primäres Entoderm) unterscheiden kann, geht die typische Ectoproctenlarve durch charakteristische Umwandlungen des Ectoderms hervor. Indem die Zellen der Corona mächtiger auswachsen und sich mit Wimpern bedecken, entsteht eine quere Wimperzone (Fig. 693 *c*), durch welche der Körper der Larve in eine obere aborale (dem früheren animalen Pole entsprechende) Hälfte, und in eine untere orale Hälfte getheilt wird. An der aboralen Hälfte entwickelt sich eine scheibenförmige, am Rande mit steifen Wimpern besetzte Verdickung (Fig. 693 *r*), das sogenannte retractile Scheibenorgan (Calotte [Barrois], Kappe), welches als die Anlage des in der ersten Kammer (Zoöcium) des Bryozoenstockes sich ausbildenden Polypids betrachtet wurde. Dieses Organ ist an seinem Umkreis von einer ringförmigen Einsenkung (Fig. 693 *p*, Cavité palléale, Mantelhöhle [Barrois]) umgeben. An der oralen Hälfte treten vor allem zwei Organbildungen auf, durch deren Lage die Symmetrieebene der Larve sich kennzeichnet. Im hinteren Abschnitt der oralen Seite senkt sich eine tiefe Ectodermeinstülpung ein, welche ursprünglich einen nach aussen fast oder völlig geschlossenen Sack (Fig. 693 *s*) darstellt und nach ihrer Function bei der darauf folgenden Metamorphose als Saugnapf (Sac interne, [Barrois])[1]) bezeichnet wird. Weiter nach vorne findet sich eine längs der Medianebene sich hinziehende, mit starken Geisseln besetzte Furche, die sogenannte vordere Ectodermalfurche (Mundfurche Nitsche's, fente Barrois'), an die sich im Innern der Larve ein drüsiges Gewebe anschliesst, für welches von Barrois die Bezeichnung: birnförmiges Organ (organe pyriforme, Fig. 693 *o*) eingeführt wurde. In dem Raume zwischen der vorderen Ectodermalfurche und dem Saugnapf findet sich bei einigen wenigen Larven, bei denen ein Darmkanal zur Ausbildung kommt, die Mundöffnung (Fig. 693 *m*).

III. Metamorphose.

Die Metamorphose der Bryozoenlarven umfasst ein mehr oder weniger lange andauerndes Schwärmstadium, während dessen die Entwicklung keine erheblichen Fortschritte macht; ferner die Festsetzung der Larve und die an dieselbe sich anschliessenden, ziemlich complicirten Umbildungen, durch welche die Umwandlung der Larvenform in die Gestalt

[1]) Es sei hier darauf hingewiesen, dass die Bezeichnung „Saugnapf" geeignet ist, hinsichtlich der Function dieser Ectodermeinstülpung eine falsche Vorstellung zu erwecken. Thatsächlich ist es nur die in eingestülptem Zustande vorbereitete Basalplatte des künftigen Primärzoöciums. Die Fixation erfolgt keineswegs durch einen Act des Ansaugens, sondern erst nach erfolgter Ausstülpung dieser Basalplatte, wie wir später sehen werden.

der ersten, primären Kammer der jugendlichen Bryozoencolonie sich vollzieht.

Wenngleich es keine Schwierigkeiten darbietet, die Larven der Ectoprocten auf ein einheitliches, oben andeutungsweise geschildertes (pag. 1192) Schema zurückzuführen, so erfordert doch die Deutlichkeit der Darstellung eine gesonderte Behandlung der einzelnen unterscheidbaren Larventypen. Wir lassen der Beschreibung der betreffenden Larven auch stets gleich die Schilderung der Umwandlung derselben in die festsitzende Form folgen, soweit dieselbe bisher genauer bekannt geworden ist.

1. Typus mit ausgebildetem Darmkanal.

An die Spitze unserer Betrachtung der Ectoproctenlarven stellen wir einige isolirte Larvenformen, welche in ihrem äusseren Bau sich von den typischen Ectoproctenlarven (besonders von den Escharinenlarven) nicht allzusehr unterscheiden, dagegen durch die höhere Differenzirung der inneren Organe noch ursprünglichere Verhältnisse aufweisen. Besonders ist es das Vorhandensein eines wohlentwickelten (wenn auch zum Theil functionslosen) Darmkanals, durch welches diese Larvenformen wichtige Anhaltspunkte zum Vergleich mit den Larven anderer Gruppen darbieten, während bei den meisten übrigen Ectoproctenlarven aus dem primären Entoderm nur ein Parenchym (Füllgewebe) mit einer bei manchen Formen demselben eingelagerten gelben Dottermasse hervorgeht.

a. Larve von Alcyonidium.

Die Larve von Alcyonidium (Fig. 693) ist schon von Farre u. A., später hauptsächlich durch Barrois (No. 6) beschrieben und abgebildet und von Harmer (No. 13) genauer auf ihren inneren Bau untersucht worden. Aeusserlich unterscheidet sich diese Larve wenig von dem Typus, welchen wir bei den Escharinen eingehalten sehen werden. In der Ansicht von oben erscheint sie vollkommen kreisrund; an der Seitenansicht (Fig. 693 *A*) erkennt man, dass die orale Fläche durch ihre grössere Wölbung vor der planen aboralen Seite ausgezeichnet ist. Letztere wird fast vollständig von dem mit steifen Wimpern umsäumten retractilen Scheibenorgan (Fig. 693 *r*) eingenommen, welches durch eine ringförmige Einsenkung (Mantelhöhle *p*) von der aus grossen Zellen zusammengesetzten bewimperten Corona (*c*) getrennt ist. An der oralen Fläche erkennen wir im vorderen Abschnitt der Larve die vordere Ectodermalfurche (*o*), an deren Rande Cilien stehen, die sich nach vorne zu einem förmlichen Wimperschopf (Plumet) vereinigen. Im hinteren Theil der Larve bemerkt man das Vorhandensein der Saugnapfeinstülpung (*s*). Erwähnung verdienen ferner zwei Paare Geisseln, welche dem hinteren Abschnitt der Oralfläche angehören.

An einem Längsschnitte (Fig. 693 *B*) erkennt man zunächst die grossen Zellen des Wimperkranzes (*c*), ferner im vorderen Theil der oralen Fläche das im Grund der Ectodermalfurche gelegene birnförmige Organ (*o*), welches hier aus hohen, einen eigenthümlichen histologischen Charakter aufweisenden Zellen des ectodermalen Epithels besteht. Zwischen diesem Organ und der weiter nach hinten gelegenen Oeffnung des Saugnapfes (*s*) findet sich die Mundöffnung (*m*), welche in einen engen, vielleicht als Ectodermeinstülpung entstandenen Oesophagus und einen weiten, blindgeschlossenen Magenraum führt. Es ist durch den Ver-

gleich mit der Larve von Tendra und dem Cyphonautes wahrscheinlich, dass die hinter der Oeffnung des Saugnapfs gelegene Parthie der Afteröffnung entsprechen würde. Dieser hier deutlich entwickelte Darmkanal scheint ein rudimentäres Organ darzustellen; kein Zeichen deutet darauf hin, dass er wirklich functionirt. Er wird im weiteren Verlauf des Larvenlebens rückgebildet. —

Auffällig ist die Dicke des die Mantelhöhle (*p*) auskleidenden Epithels, gegen welche die geringe Mächtigkeit der Ectodermschicht des retractilen Scheibenorgans einigermassen contrastirt. In innigem Zusammenhang mit letzterer Schicht steht eine im vorderen Theil der Larve gelegene Zellmasse (Fig. 693 *B*, *g*), welche von Harmer (No. 13) als das Gehirn betrachtet wird. Harmer beobachtete im Innern dieser Zellmasse entspringende Faserzüge, welche zum Theil mit Zellen der Ectodermalfurche in Verbindung treten sollen, zum Theil sich bis in die Nähe des grossen Wimperkranzes verfolgen lassen. Würden sich diese bisher ziemlich isolirt dastehenden Angaben bestätigen, so würde die Deutung des birnförmigen Organs als Sinnesorgan gerechtfertigt erscheinen, während man bisher aus der histologischen Betrachtung eher auf dessen Function als Drüse schliessen zu können glaubte. Das Vorhandensein eines der Lage nach mit der Scheitelplatte vergleichbaren larvalen Gehirns würde hinsichtlich der Zurückführung der Ectoproctenlarven auf die Trochophoraform von Wichtigkeit sein. Neuerdings haben die Angaben Harmer's durch die Untersuchungen Prouho's (No. 28) an Flustrella eine Bestätigung erfahren. Bei der Schwierigkeit der Untersuchung scheint uns die Deutung der betreffenden Faserzüge als Nerven noch nicht über jeden Zweifel sichergestellt zu sein.

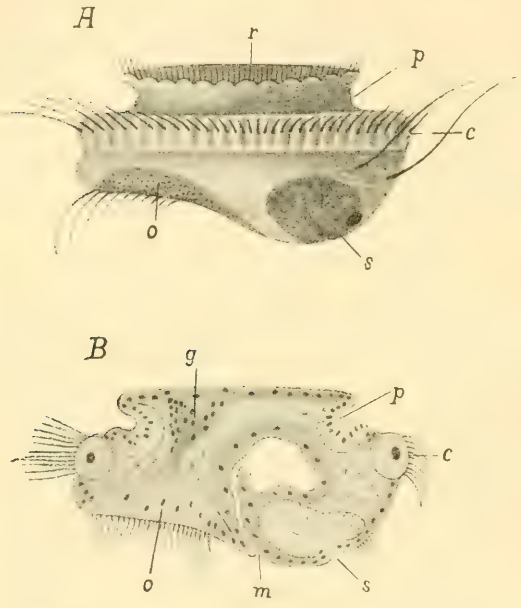


Fig. 693. *A* Larve von Alcyonidium mytili (nach J. Barrois).

B Längsschnitt durch die Larve von Alcyonidium polyoum. (Schema, construirt im Anschlusse an die Abbildungen Harmer's).

c Coronazellen, *g* Gehirn(?), *m* Mundöffnung, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantel-(Palleal-)höhle, *r* retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapf.

b. Larve von Tendra.

Wenn wir von dem sogleich zu erwähnenden Cyphonautes absehen, so gebührt Repiachoff (No. 32) das Verdienst, zuerst das Vorhandensein eines wohlentwickelten Darmkanals an einer typischen Ectoprocten-

larve nachgewiesen zu haben. An der Larve von Tendra (Membranipora) zostericola, welche im Uebrigen den Typus gewöhnlicher Escharinenlarven aufweist und auch der Alcyonidiumlarve ähnlich ist, fand Repiachoff einen Darmkanal, dessen Mundöffnung vor dem Saugnapf, dessen Afteröffnung hinter demselben gelegen ist. Die Tendralarve würde sich demnach hinsichtlich der Topographie der inneren Organe nahe an die Alcyonidiumlarve anschliessen.

c. Larve von Membranipora und Flustrella.

Die Larve von Membranipora hat vielfache Bearbeitung erfahren. Sie wurde von Ehrenberg als Cyphonautes zu den Rotatorien gestellt, später von Joh. Müller mit der Mitraria verglichen, von Semper, Leydig und Claparède (No. 1) für eine Lamellibranchierlarve erklärt, bis Schneider (No. 5) ihre Umwandlung in eine junge Membranipora pilosa feststellte. Spätere Angaben über den Bau des Cyphonautes rühren von Allmann, Metschnikoff (No. 19), Hatschek (No. 2), Barrois (No. 6), Repiachoff (No. 4) und Prouho (No. 28) her, während die Festsetzung und Umwandlung ausser von Schneider hauptsächlich von Ostroumoff (No. 3) erforscht wurde. Aus den Angaben der Genannten geht hervor, dass Cyphonautes in allen wichtigen Punkten mit den typischen Ectoproctenlarven (z. B. der Alcyonidiumlarve) vollkommen übereinstimmt, und dass die scheinbaren Differenzen mehr nebensächlicher Art sind.

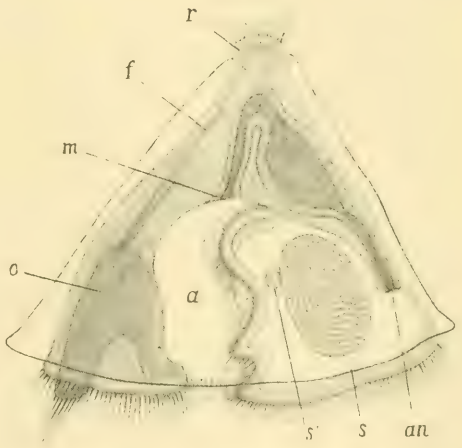


Fig. 694. Larve von Membranipora= Cyphonautes (combinirt nach den Abbildungen von Claparède, Schneider und Hatschek).

a Atrium, *an* Afteröffnung, *f* verbindende Fasern zwischen dem birnförmigen Organ *o* und dem retractilen Scheibenorgan *r*, *m* Mund, *s* drüsige Ectodermverdickung (Homologon des Saugnapfs), *s'* ähnliches, kleineres Organ.

Cyphonautes (Fig. 694) hat die Gestalt einer seitlich zusammengedrückten Glocke. Die untere Oeffnung ist von einer Wimperschnur umsäumt. Wenn wir dieselbe mit der Corona der Alcyonidiumlarve vergleichen, so ergibt sich, dass wir die äussere Fläche der Glocke als die aborale Seite, die Höhle der Glocke dagegen als die zu einer Art Atrium oder Vorhof eingestülpte Oralseite in Anspruch nehmen müssen. Der ganze Körper ist aussen von zwei dreieckigen Schalenklappen bedeckt, welche längs des vorderen Randes, der dem Faserzug *f* in Fig. 694 parallel läuft, mit einander verbunden sind. Die beiden in diesem Schlossrande an einander stossenden Schalenklappen bedecken den seitlich compressen Körper von beiden Seiten. Ihr hinterer Rand, welcher dem Mittel- und Enddarm parallel läuft (Darmrand), ist nach der Mittellinie des Körpers scharf umgebogen. Die Schalenklappen berühren sich an

dieser Stelle wie Zangen. Im Bereiche der unteren Oeffnung (Eingang in das Atrium) klaffen die Schalenklappen. An dem Scheitelpole tritt ein mit steifen Cilien bedeckter Knopf (*r*) aus der Schale nach aussen vor, welcher jedoch nach innen zurückgezogen werden kann. Wir erkennen in ihm das Homologon des „retractilen Scheibenorgans".

Hinsichtlich der Wimperschnur, welche am Glockenrande hinläuft, herrscht noch einige Unklarheit. Nach Ehrenberg und Hatschek ist eine einzige, in sich zurücklaufende, vielfach gewundene Wimperschnur vorhanden, während es nach Claparède und Schneider, denen sich Prouho anschliesst, eher scheinen möchte, als wären zwei gesonderte Wimperreifen zu unterscheiden, ein vorderer in der Umgebung des birnförmigen Organs (*o*), und ein hinterer, zum Theil in das Atrium sich einsenkender, circumanaler Wimperkranz.

An der oralen, nach innen eingestülpten Fläche bemerken wir zunächst im vorderen Winkel eine mit einem Wimperschopf versehene Zellmasse, in welcher wir das birnförmige Organ (*o*) erblicken. Nach Repiachoff kann man an dieser Zellmasse zwei Theile unterscheiden: eine saugnapfartig eingestülpte, von einer Wimperschnur umzogene Verdickung des Epithels (Ectodermalfurche) und einen darüber gelegenen Zellhaufen (eigentliches birnförmiges Organ). Aehnlich wie bei Alcyonidium ist auch hier dies Organ mit dem retractilen Scheibenorgan (*r*) durch Faserzüge (*f*) verbunden, welche als Muskel- und zum Theil als Nervenfasern in Anspruch genommen worden sind (Prouho).

Cyphonautes besitzt einen vollkommen ausgebildeten und functionirenden Darmkanal. Die Mundöffnung (*m*) findet sich im Grunde des Atriums. Sie führt in einen gegen den Scheitel aufsteigenden, sehr erweiterungsfähigen Oesophagus. Dort schliesst sich nach einer Knickung der erweiterte Magenabschnitt an, welcher in einen Enddarm überführt. Die Afteröffnung (*an*) mündet in das Atrium. In dem Raume zwischen Mund und Afteröffnung findet sich eine drüsige Epidermisverdickung (*s*) in paariger Anordnung. Neben diesem nierenförmigen Gebilde wurde noch ein ähnliches, kleineres (*s'*) beobachtet. Ostroumoff hat gezeigt, dass bei Beginn der Umwandlung in die sedentäre Form die Festheftung des Cyphonautes mittelst dieser paarigen Scheibe und eines von derselben abgesonderten Klebestoffes sich vollzieht, so dass wir in derselben das Homologon des Saugnapfes der übrigen Ectoproctenlarven erblicken können.

Das kleinere, neben dem Saugnapf erkennbare Gebilde wurde von Schneider und H. Prouho als der Querschnitt des Schalenschliessmuskels in Anspruch genommen.

Wie aus obiger Schilderung hervorgeht, lässt sich Cyphonautes hinsichtlich aller wichtigen Punkte mit dem Typus der Alcyonidiumlarve in Uebereinstimmung bringen. Er unterscheidet sich von derselben zunächst durch die geringere Entwicklung des retractilen Scheibenorgans und durch den Mangel einer dasselbe umgebenden, ringförmigen Mantelhöhle. An Stelle der letzteren ist eine ausgedehnte Fläche (Mantelfläche) der aboralen Körperhälfte zur Ausbildung gekommen, welche die beiden Schalenklappen durch cuticulare Absonderung erzeugt. Die orale Fläche ist hier nicht, wie bei Alcyonidium, nach unten vorgewölbt, sondern in das Innere des Körpers zurückgezogen, wodurch ein Vorraum (Atrium) gebildet wird — ähnlich, wie wir dies bei Pedicellina sehen werden.

Eine vermittelnde Stellung zwischen Cyphonautes und dem Typus der Alcyonidiumlarve nimmt die Larve von Flustrella hispida ein, welche

durch METSCHNIKOFF (No. 20), BARROIS (No. 6) und PROUHO (No. 28) bekannt geworden ist. Hier wird der Darmkanal in den Embryonalstadien angelegt, fällt jedoch später der Degeneration anheim. Im Uebrigen zeigt die Entwicklung der Flustrellalarve viel Uebereinstimmung mit der von Alcyonidium. Es entwickelt sich ein Embryo, an dessen aboraler Fläche der centrale Theil durch eine ringförmige Mantelhöhle von der Corona sich abgrenzt. Erst secundär schlägt sich die Corona in Form zweier seitlicher Lappen nach unten um, wodurch die Oralfläche in ein Atrium eingeschlossen erscheint, während die ringförmige Mantelhöhle verstreicht. Sodann entwickeln sich paarige Schalenklappen, welche die gesammte Aboralfläche, mit Ausnahme des sehr kleinen, retractilen Scheibenorgans bedecken. Eine ähnliche, wenngleich nicht so weit gehende Umbildung nach derselben Richtung weist die Larve von Eucratea chelata auf (BARROIS).

Durch die Untersuchungen von PROUHO sind interessante Angaben in Bezug auf den inneren Bau der Flustrellalarve erzielt worden. Hinsichtlich des Vorhandenseins eines Nervensystems stimmt PROUHO im Wesentlichen mit HARMER überein. Bei der Flustrellalarve ist das retractile Scheibenorgan (wie bei Cyphonautes) mit dem birnförmigen Organ durch einen Strang von Muskelfasern verbunden. Längs dieses Stranges zieht ein Bündel von Nervenfasern, welches, vom retractilen Scheibenorgan kommend, sich bis zu den Zellen der Ectodermalfurche und der Corona verfolgen lässt. Im oberen Verlaufe treten einzelne Fasern dieses Bündels in Verbindung mit Ganglienzellen. Während PROUHO die von HARMER als Ganglienzellen angesehenen Elemente auf einfache Mesodermzellen zurückführen zu können glaubt, hält er gewisse mit grossen Kernen versehene Elemente für die echten Ganglienzellen dieses Bereiches.

Eine genauere Untersuchung des Organcomplexes in der Umgebung der Ectodermalfurche ergab, dass wir einen von den bewimperten Zellen der Ectodermfurche getrennten, inneren Zellcomplex (organe glandulaire, organe pyriforme im engeren Sinne) zu trennen haben. An dem letzteren, offenbar drüsige Structur aufweisenden Organe lassen sich drei Parthien erkennen. Die seitlichen Parthien zeigen radiär gerichtete Zellen, welche in die Ectodermalfurche einmünden, während die Zellen der mittleren Parthie längsverlaufend in ein vor dem Wimperschopf der Ectodermfurche gelegenes Grübchen ausmünden (PROUHO).

Ausserdem findet sich bei unserer Larve eine hochentwickelte Muskulatur, bestehend aus seitlichen Parietal- und Longitudinalmuskeln und aus einem schon von METSCHNIKOFF beobachteten Schalenschliesser. Eine unter dem Ectoderm gelegene mesodermale Zellschichte spielt bei der Metamorphose eine wichtige Rolle, insofern in ihr die Mesodermschicht des zur Entwicklung kommenden Polypids und der ersten Kammer präformirt ist.

Die Umwandlung der Larven dieses Typus in die sedentäre Form (Primärindividuum des Stockes) vollzieht sich in gleicher Weise, wie bei den übrigen Ectoprocten, daher wir auf die unten (pag. 1200) folgende Schilderung der Metamorphose von Bugula (und Lepralia) verweisen. Hier sei nur erwähnt, dass Cyphonautes, dessen Umwandlung durch SCHNEIDER und OSTROUMOFF bekannt geworden ist, sich unter Vermittlung des oben erwähnten, paarigen, scheibenförmigen Organs mit der Oralfläche festheftet, um sich unter Auflösung (Histiolyse) der inneren Organe in eine kugelige, von den Schalenklappen bedeckte Masse, der Anlage der ersten Kammer (Primärzoöcium), umzuwandeln. Während an der Oberfläche derselben die Ectocyste abgeschieden wird, entsteht

das Polypid der ersten Kammer durch später zu schildernde Entwicklungsvorgänge aus dem retractilen Scheibenorgan (Schneider, Ostroumoff).

Hinsichtlich des letzteren Punktes haben die neueren Untersuchungen Prouho's für Flustrella das bemerkenswerthe Resultat ergeben, dass das retractile Scheibenorgan — wie alle anderen Larvenorgane — eingestülpt wird und einer Degeneration anheimfällt. Während dieses Processes bildet sich aus den umgebenden Ectodermparthien eine verdickte Scheibe, welcher sich an der Innenseite Mesodermelemente anschliessen. Diese zweischichtige Platte, die nun an der Stelle des zu Grunde gegangenen retractilen Scheibenorgans gelegen ist, stülpt sich jetzt ihrerseits ein, um so die säckchenförmige Polypidanlage entstehen zu lassen. Wenngleich die meisten übrigen Autoren das Polypid direct aus dem retractilen Scheibenorgane hervorgehen lassen, so muss es doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass der hier für Flustrella geschilderte Entwicklungsgang für die Entwicklung des Polypids bei sämmtlichen Ectoproctenlarven die Norm ist.

Den Larven des hier angeführten Typus schliesst sich auch die von Pherusa tubulosa an, welche nach Prouho (No. 28a) auch durch den Besitz einer zweiklappigen Schale ausgezeichnet ist. Ebenso soll nach demselben Autor (No. 28b) die Larve von Hypophorella sich dem Cyphonautes-Typus nähern.

2. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit wenig entwickelter Corona.

In ihrem äusseren Habitus stimmen die Larven dieses Typus, welche hauptsächlich der Gruppe der Escharinen zukommen und beispielsweise durch die von Barrois näher beschriebene Larve von Lepralia Pallasiana (No. 9) vertreten sind, fast vollständig mit der Alcyonidiumlarve überein. Auch hier finden wir die orale und aborale Seite durch eine Corona grosser, aber nicht übermässig vergrösserter Zellen mit einem Kranz von Cilien getrennt. Die aborale Seite weist das wohlentwickelte, von einer ringförmigen Mantelhöhle umgebene, retractile Scheibenorgan, die orale Seite die Ectodermalfurche mit ihrem Wimperschopf und die Saugnapfeinstülpung auf. Vielfach macht sich an den Larven dieses und des folgenden Typus eine lebhafte Pigmentirung bemerkbar, wozu in einzelnen Fällen noch paarige, augenfleckenähnliche Pigmentflecke hinzukommen. Der wesentlichste Unterschied der Larven dieses Typus gegenüber Alcyonidium wäre gegeben in dem Mangel eines Darmrudimentes. Wir nehmen an, dass das Innere dieser Larven nur das sogenannte Füllgewebe enthält. Allerdings ist bei dem mangelhaften Zustand unserer Kenntniss der Anatomie dieser Larven die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass man noch bei einer grösseren Anzahl derselben einen wohlentwickelten Darmkanal vorfinden würde. Es lässt sich somit nach dem heutigen Standpunkt der Kenntnisse die Grenze zwischen dem vorliegenden Entwicklungstypus und dem vorher beschriebenen noch nicht genau normiren.

Die Metamorphose der Larven dieses Typus wollen wir gemeinsam mit der des folgenden behandeln.

3. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit mächtig entwickelter Corona.

I. Bau der Larve.

Als die bestbekannte Vertreterin der Larven dieses Typus, der hauptsächlich den Cellularinen zukommt, mag uns die Bugula-Larve (Fig. 695) dienen, welche durch die Untersuchungen von Nitsche (No. 22), Claparède (No. 10), Salensky (No. 37), Barrois (No. 9) und Vigelius (No. 39 und 40) genauer bekannt geworden ist. Auch hier mangelt der Darmkanal völlig. Das primäre Entoderm wandelt sich direct in das sogenannte Füllgewebe (Fig. 695 *B*, *f*) um. Die Organe des Ectoderms weisen dieselbe Vertheilung auf, wie bei den Larven des Alcyonidium- und Escharinentypus; doch wird die Gesammtgestalt der Larve eine einigermaassen andere, und zwar hauptsächlich durch das mächtige Anwachsen der Coronazellen (*c*) nach der Richtung der Hauptaxe. Dieselben strecken

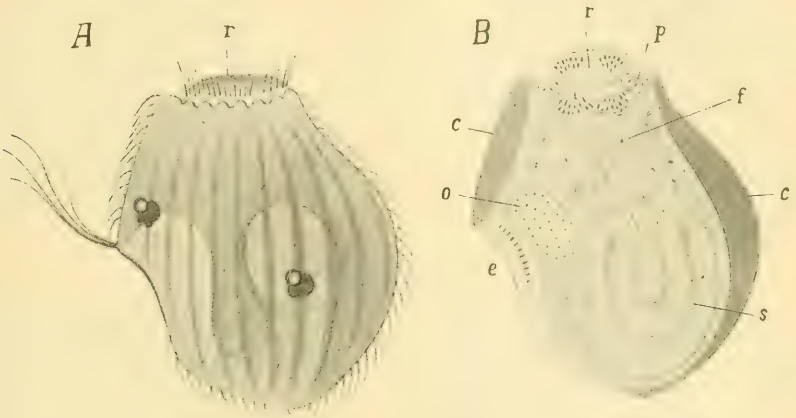


Fig. 695. *A* Larve von Bugula plumosa (nach J. Barrois).

B Medianschnitt durch eine Larve von Bugula (Schema, construirt nach mehreren Abbildungen von Vigelius).

c Zellen der Corona (eine einzige Zelle an jeder Seite), *e* Ectodermalfurche, *f* Füllgewebe, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantelhöhle (Pallealhöhle), *r* retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapf.

sich nämlich ungemein in die Länge und bedecken sich an ihrer ganzen Oberfläche gleichmässig mit Wimpern, während bei den Larven der vorhergehenden Typen meist nur ein Wimperreif erkennbar war. Durch diese Verbreiterung der Corona wird das Gebiet der aboralen und der oralen Fläche wesentlich eingeengt. Das retractile Scheibenorgan (*r*) ist in Folge dessen kleiner, und die Ectodermalfurche (*e*) wird von den sich vergrössernden Coronazellen so sehr umwachsen, dass sie schliesslich vollkommen in das Bereich der Corona aufgenommen erscheint. Wir kommen auf diese Weise zu einer mehr oder weniger kugelförmigen oder abgerundeten Larvenform, an der die Symmetrieebene durch die Lage der Ectodermalfurche gekennzeichnet ist; die Larve weist demnach eine pfirsichförmige Gestalt auf.

Der feinere Bau der Bugulalarve ist vor Allem durch Vigelius (No. 39) genauer bekannt geworden. Betrachten wir zunächst die

Organe der oralen Seite. Der Saugnapf (*s*) entsteht als Ectodermeinstülpung. In den späteren Stadien scheint die Einstülpungsöffnung sich zu schliessen, wenigstens war sie nicht mehr erkennbar. Der obere Theil der Wand des Saugnapfes stülpt sich in die Höhle des Organs selbst ein, welche dadurch sehr verengt wird. Die ganze Anlage gewinnt hierdurch eine becherförmige Gestalt. Im vorderen Theil der oralen Fläche legt sich eine zweite Ectodermeinstülpung an, welche später zwischen die Zellen der Corona gelangt und als Ectodermalfurche (*e*) bezeichnet wird. Die Ectodermzellen im Bereich dieser zeigen sich hoch cylindrisch und drüsig verändert. In directem Zusammenhang mit diesem drüsig veränderten Epithel steht eine ins Innere der Larve sich erstreckende Wucherung von Zellen des gleichen Charakters, welche nach hinten in drei Zipfel ausläuft. Es ist dies das sogenannte birnförmige Organ (*o*). Vigelius ist geneigt, das Epithel der Ectodermfurche und das birnförmige Organ als einen gemeinsamen, dem Ectoderm entstammenden Drüsencomplex zu betrachten.

An der aboralen Fläche entsteht das retractile Scheibenorgan (*r*) als eine einfache Verdickung des Ectoderms, dessen Zellen sich zu hohen, cylindrischen Elementen verlängern und in mehreren Schichten anordnen. Im Centrum scheinen diese Elemente zu fehlen, während sie an der Peripherie des Organs eine radiäre Anordnung aufweisen. Es kann dieses Organ ziemlich weit über die Oberfläche der Larve vorgestreckt und wieder zurückgezogen werden. Sein Besatz mit steifen Härchen dient vermuthlich irgend welcher Sinnesperception, wahrscheinlich zur Vermittlung von Tasteindrücken.

II. Die Metamorphose.

Die erste Erscheinung, welche sich geltend macht, wenn die Larven sich zur Festsetzung anschicken, ist eine Aenderung in der Bewegungsweise. Sie bewegen sich jetzt fortwährend in kreisförmigen Bahnen, wobei das retractile Scheibenorgan möglichst vorgestreckt wird. Unter einer plötzlich erfolgenden Contraction des Körpers wird nun der Saugnapf nach aussen umgestülpt, worauf die Festheftung der Larve mit der durch Secret klebrigen unteren Fläche des Saugnapfs erfolgt. Der ausgestülpte Saugnapf zeigt bei Bugula zunächst eine ringförmige Einschnürung (Fig. 696 und 697 *s*), wodurch eine obere breitere Parthie von einer schmäleren, im Centrum nach unten vorragenden Parthie getrennt wird. Später dagegen flacht sich die Unterseite des Saugnapfs zu einer breiten Zellplatte (plaque adhésive Barrois) ab, aus welcher die Basalfläche der Endocyste des Primärzoöciums hervorgeht.

Die ganze übrige Körperwand des Primärzoöciums, also die obere Parthie und die Seitenwände, werden von dem in der Larve verhältnissmässig kleinen aboralen Theil geliefert. Es geschieht dies vornehmlich durch eine Dehnung jener Ectodermparthien, welche früher die Auskleidung der kreisförmigen Furche (Mantelhöhle *p*) bildeten und welche sich in der Larve durch ihre dicke Zellwandung auszeichneten (Fig. 696 *A*). Hierbei verstreicht die Mantelhöhle (*p*) vollständig, indem jene ringförmige Hautfalte, welche die letztere nach aussen umgrenzte und als Mantel bezeichnet wurde, sich nach unten umbiegt (Fig. 696 *B*) (wodurch ihre Innenfläche nun zur Aussenfläche wird) und die Körperwandung des Primärzoöciums hervorgehen lässt.

Hand in Hand mit diesen Processen vollzieht sich die Umstülpung oder Umkrämpelung der Corona (Fig. 696 *B*). Indem die unteren

Enden der Coronazellen (*c*) in ihrer Ruhelage verbleiben, bewegen sich die oberen Enden derselben zunächst nach aussen (Fig. 696 *A*) und dann nach unten (Fig. 696 *B*), so dass jede Coronazelle am Ende der Umstülpung eine Drehung von 180 ° erfahren hat. Es entsteht hierbei ein Stadium, welches von Barrois mit dem bezeichnenden Namen des parapluieförmigen belegt worden ist (Fig. 696 *B*). Die obere Fläche desselben wird zur Körperwandung, während die untere Fläche von den umgestülpten Coronazellen gebildet ist. Indem sich die Ränder dieses Parapluies an die Adhäsivplatte (*s*, des Saugnapfs) anlegen und mit derselben verwachsen, wird die Körperwand zu einem Sack abgeschlossen (Fig. 697). Gleichzeitig verwachsen die eingekrümmten Coronazellen mit der oberen Fläche des Saugnapfs. Es kommt auf diese Weise eine ringförmige Höhle (Vestibulum, Barrois) zu Stande (Fig. 697 *v*), deren Wände sich bald von der Körperwand völlig loslösen und einer Degeneration anheimfallen. Dieses Schicksal theilen mit der Corona auch die Ectodermalfurche, das birnförmige Organ und (wenn ein solcher vorhanden ist) der Larvendarm. Man findet dann im Innern der sackförmigen Larve eine durch Degeneration der vornehmsten Larvenorgane hervorgegangene Zellmasse, welche sich mit der durch Degeneration des Füllgewebes entstandenen vereinigt, um den sogenannten braunen Körper zu bilden.

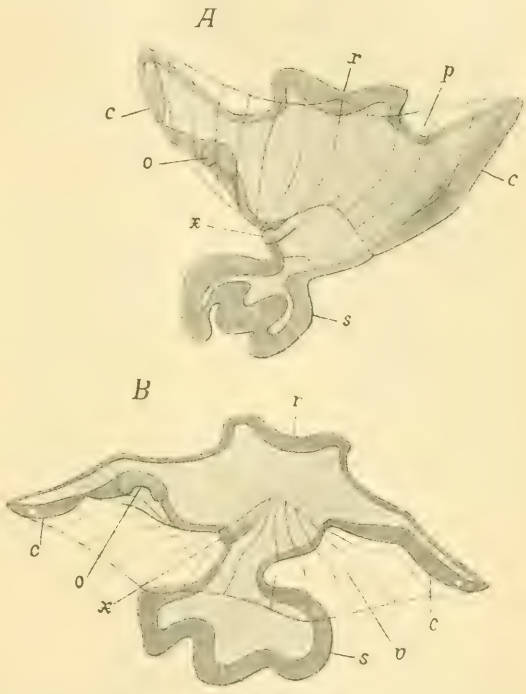


Fig. 696. Umwandlung der Larve von Lepralia unicornis (nach J. Barrois).

A Erstes Stadium der Umwandlung. Der Saugnapf (*s*) ist ausgestülpt, die Umstülpung der Corona (*c*) wird eingeleitet.

B Nächstfolgendes sog. parapluieförmiges Stadium. Die Umstülpung der Corona (*c*) hat sich vollzogen.

c Coronazellen, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantelhöhle, *r* retractiles Scheibenorgan, *s* ausgestülpter Saugnapf, *v* Vestibulum, *x* paariges räthselhaftes Organ (nach Barrois Mesodermanlage des Polypids).

Durch die erwähnten Vorgänge wurde die Anlage der Körperwand des Primärzoöciums gebildet. Dieselbe bedeckt sich bald an ihrer Oberfläche mit einer chitinösen (bei vielen Formen kalkhaltigen) Ausscheidung, der Ectocyste.

Während dieser Entwicklungsvorgänge machen sich am Scheitelpole der Larve Processe bemerkbar, durch welche die Anlage des Polypids

des Primärindividuums zur Ausbildung kommt. Das hier gelegene retractile Scheibenorgan hat sich in eine aus hohen Zellen gebildete Platte umgewandelt, welche sich bald nach innen (Fig. 697 *r*, 698 *Aa*) einstülpt. Das auf diese Weise entstandene Säckchen schnürt sich bald vollständig von der Körperwand (Fig. 698 *B*) ab und stellt die Anlage der ectodermalen und auch der entodermalen Theile (des Darmkanals) des Polypids dar. Bald legt sich an die Aussenseite dieses Säckchens eine Zellschicht (*b*) an, in welcher wir die Mesodermschicht des Polypids erkennen. Ueber den Ursprung dieser Schicht sind verschiedene Vermuthungen aufgestellt. Nach Barrois (No. 7 und 9) finden sich bei Lepralia an den Seiten der vorderen Ectodermalfurche zwei Verdickungen des Ectoderms (Fig. 696 *x*), welche bei der Umstülpung der Corona in das Innere des Primärzoöciums gelangen und hier von der darauffolgenden Degeneration der Larvenorgane allein verschont bleiben, um die Mesodermschicht des Polypids zu bilden. Diese Angaben sind durch spätere Untersuchungen nicht bestätigt worden. Viel wahrscheinlicher ist die Vermuthung Ostroumoff's (No. 25 und 26) und Vigelius' (No. 40), welche neuerdings von Prouho (No. 28) bestätigt wurde, wonach die fragliche Zellschicht aus dem mesodermalen Larvengewebe (Füllgewebe)

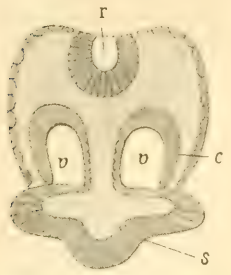


Fig. 697. Festgeheftete Larve von Bugula flabellata im Längsschnitt (nach J. Barrois).

c Coronazellen, *r* Anlage des Polypids (durch Einstülpung des retractilen Scheibenorgans entstanden), *s* untere verdickte Fläche des ausgestülpten Saugnapfs (Adhäsivplatte), *v* Vestibulum.

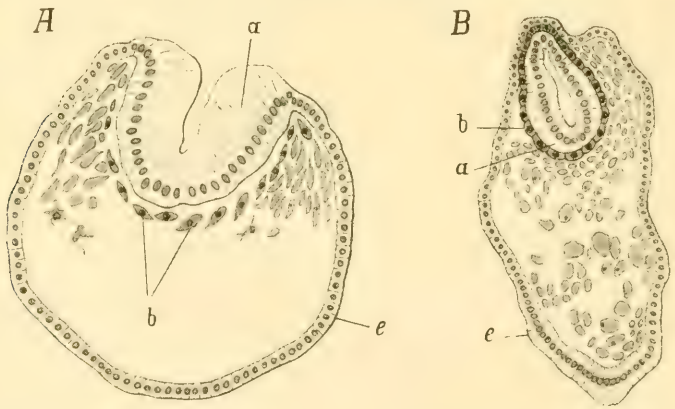


Fig. 698. Zwei Entwicklungsstadien des Primärzoöciums von Bugula calathus (nach Vigelius).

A Einstülpung des retractilen Scheibenorgans zur Bildung der Polypidanlage *a*, *b* Zellen der äusseren Zellschicht des Polypids, *e* Hautepithel.

B etwas älteres Stadium. Die Einstülpung der Polypidanlage hat sich geschlossen.

In *A* ist die aus den Larvenorganen hervorgehende degenerirende Masse nicht eingezeichnet.

hervorgeht. Das übrige Füllgewebe scheint zum Theil die somatische Mesodermschicht (das sogenannte Parenchymgewebe) zu liefern, zum Theil geht es mit den durch Degeneration der Larvenorgane entstandenen

Körnchenmassen in die Bildung eines sogenannten braunen Körpers über, welcher mit dem Magenabschnitt des neugebildeten Polypids eine Verbindung eingeht und schliesslich resorbirt wird. Von diesen Vorgängen soll in einem besonderen Abschnitt über die weitere Entwicklung der Polypidanlage die Rede sein (pag. 1215 und 1225).

An der geschilderten Metamorphose der Bugulalarve (und in ganz ähnlicher Weise vollzieht sich die Metamorphose bei den übrigen bisher besprochenen Typen) muss zunächst auffallen, dass der Larvendarm in allen Fällen der Degeneration anheimfällt, und dass der Darm des Primärindividuums sich aus einer ganz selbstständigen Anlage der aboralen Fläche herausbildet. Es erklärt sich aber diese Thatsache aus der den Bryozoen zukommenden und unten (pag. 1225) genauer zu erörternden Fähigkeit, den Darmkanal (resp. das ganze Polypid) im gegebenen Falle rückzubilden und später wieder zu regeneriren. Wir werden deshalb noch nicht genöthigt sein, das Polypid des Primärindividuums als eine durch Knospung von der Larve aus hervorgegangene zweite Person der Bryozoencolonie in Anspruch zu nehmen. Vielmehr fällt die Erzeugung des Primärindividuums aus der Larve noch unter den Begriff der Metamorphose, wenngleich dieselbe durch die weitgehende Rückbildung der Larvenorgane und durch die unscheinbare Gestalt, welche die Anlagen der späteren Körpertheile in der Larve aufweisen, welche nur als Imaginalscheiben-ähnliche Rudimente vorhanden sind, zu einer sehr complicirten wird.

Was die letzteren betrifft, so ist die Anlage des Polypids in der Larve durch das retractile Scheibenorgan repräsentirt. Die Anlage der Endocyste des Primärzoöciums ist zum Theil in der Mantelhöhle, zum Theil in der Saugnapfeinstülpung gelegen. Die Körperwand des Primärindividuums ist demnach in der Larve in eingestülptem Zustande vorhanden, um der Corona als dem Bewegungsorgan der Larve mehr Raum zur Entwicklung zu gewähren.

Während demnach die meisten Theile des Primärzoöciums in der Larve im eingestülpten und anscheinend functionslosen Zustande verharren, muss es auffallen, dass das retractile Scheibenorgan, welches bisher als Anlage des Polypids betrachtet wurde, allem Anscheine nach einer für die Larve wichtigen Function (als Sinnesorgan?) vorsteht. Aus diesem Grunde erscheint uns die oben erwähnte Beobachtung von Prouho (No. 28) bedeutungsvoll, wonach das retractile Scheibenorgan nicht direct in die Anlage des Polypids übergeht, sondern nach seiner Einstülpung einer ähnlichen Degeneration anheimfällt, wie die übrigen Larvenorgane, während an der von demselben früher eingenommenen Stelle eine neue, aus zwei Zellschichten bestehende Anlage, die des Polypids, sich ausbildet.

Die Umstülpung der Corona und die Bildung des Vestibulums, in dessen Wand die Coronazellen, das birnförmige Organ und ein Theil des Saugnapfes aufgenommen werden, um daselbst der Degeneration anheimzufallen, wird uns weniger wunderbar erscheinen, wenn wir bedenken, wie häufig unbrauchbar gewordene Larventheile — statt abgestossen zu werden — durch Einstülpung in das Innere des sich metamorphosirenden Individuums versenkt werden, und daselbst nach erfolgter Degeneration noch als Nährmaterial zur Verwendung kommen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen diese Vorgänge vergleichbar der Bildung des sog. Rückenorgans an den Insektenembryonen und ähnlichen Involutionsvorgängen.

4. Typus der Vesicularinenlarven.

Bei den Larven dieses Typus finden wir die Verlängerung der Coronazellen zum Excess gediehen (Fig. 699). Die ganze Larve gewinnt hierdurch eine langgestreckte Gestalt; das aborale und orale Feld sind äusserst eingeengt; die Ectodermalfurche (*ec*) ist wie beim vorhergehenden Typus zwischen die Zellen der Corona aufgenommen. Ein weiteres Charakteristicum der Larven dieses Typus, welche vor Allem durch die Beobachtungen von Barrois (No. 9) an Serialaria lendigera und von Ostroumoff (No. 26) an Vesicularia bekannt geworden sind, ist die geringe Ausdehnung des retractilen Scheibenorgans (*rs*) und die ungemeine Vertiefung der Mantelhöhle (*m*), welche besonders im hinteren (d. h. der Ectodermalfurche gegenüberliegenden) Abschnitt der Larve soweit gedeiht, dass die Körpermitte überschritten wird. Hinsichtlich des Saugnapfes stimmen die Angaben nicht völlig überein. Nach Barrois ist nur ein functionsloses Rudiment (*s*) desselben erhalten, während Ostroumoff einen nicht sehr ausgedehnten, aber wohlentwickelten Saugnapf beobachtete.

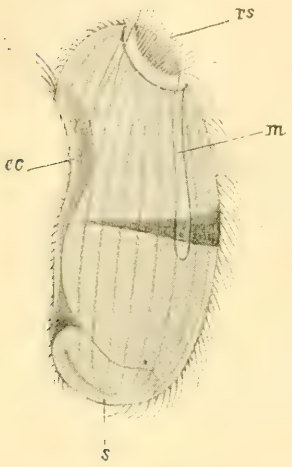


Fig. 699. Larve von Serialaria lendigera (nach Barrois).
rs retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapfrudiment, *ec* vordere Ectodermalfurche, *m* Mantelhöhle.

Dementsprechend sind auch die Angaben über die Metamorphose — die sich im Uebrigen völlig der für Bugula geschilderten anschliesst — getheilt. Während nach Ostroumoff auch hier die Ausstülpung des Saugnapfes die Umwandlung einleitet, vollzieht sich nach Barrois die Fixirung mittelst zweier vom unteren Ende der Ectodermalfurche auswachsender, der Corona zugehöriger Lappen. Ueber die merkwürdige Art der Umstülpung der Corona, bei welcher die langgestreckten Zellen mehrfach abgeknickt werden, vergleiche Barrois No. 8 und 9. Das Polypid soll hier nicht durch Einstülpung sondern durch Abtrennung einer Zellplatte, welche sich später einkrümmt, vom retractilen Scheibenorgan aus angelegt werden (Ostroumoff).

5. Typus der Cyclostomenlarven.

Die Metamorphose der cyclostomen Seebryozoen ist hauptsächlich durch Metschnikoff (No. 21), Barrois (No. 6 und 9) und Ostroumoff (No. 25) bekannt geworden. Die Larven dieses Typus (Fig. 700 *A*) sind ausgezeichnet durch das Vorhandensein einer mächtigen Saugnapfeinstülpung (*s*) und durch den rudimentären Zustand des retractilen Scheibenorgans (*r*), welches als eine wenig markirte Zellanhäufung im Grunde der ausgedehnten Mantelhöhle (*p*) erkennbar ist. Eine weitere Eigenthümlichkeit weist die Corona auf, indem dieselbe hier nicht aus langgestreckten, vom oralen zum aboralen Felde reichenden Zellen, sondern aus zahlreichen kleinen Elementen zusammengesetzt ist. Eine Ectodermalfurche ist an den Larven kaum bemerkbar, doch konnte Barrois (No. 9) eine Andeutung derselben nachweisen.

Die Metamorphose dieser Larven schliesst sich dem allgemeinen Schema an. Auch hier (Fig. 700 *B*) erfolgt zunächst die Ausstülpung des Saugnapfes und die Umwandlung desselben in die Basalplatte (*a*) des Primärzoöciums; hierauf vollzieht sich das Umschlagen des Mantels und das Verwachsen seiner Peripherie mit den Rändern der Basalplatte, wodurch der ringförmige Vestibularraum (*v*) geschlossen wird. Während sodann dies ganze Gebilde der Degeneration anheimfällt, wird das Polypid nicht durch Einstülpung, sondern durch Abspaltung einer Zellplatte (*x*) (Ostroumoff) gebildet. Letztere krümmt sich ein und gewinnt einen mesodermalen, von dem Füllgewebe sich herleitenden Überzug. Erwähnenswerth ist die Beobachtung Ostroumoff's von dem Auftreten eines mit Endothel ausgekleideten Hohlraums in der Umgebung des sich bildenden Nahrungsschlauches. In dieser Höhle, welche später rückgebildet

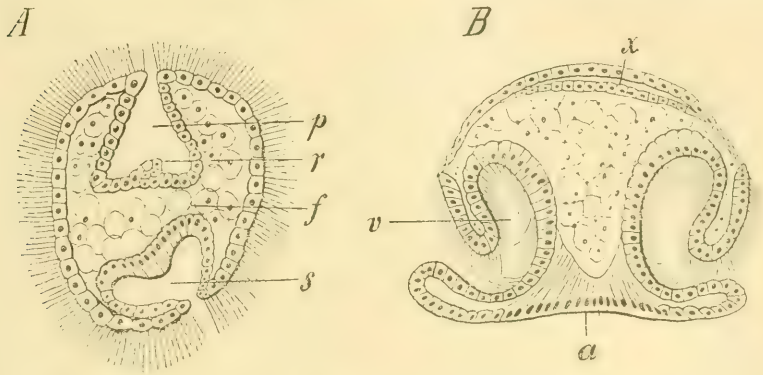


Fig. 700. Zwei Entwicklungsstadien von cyclostomen Seebryozoen im Längsschnitt (nach Ostroumoff).

A Längsschnitt durch die Larve von Frondipora.

B Verwandlung von Tubulipora serpens.

a Adhäsivplatte, *f* Füllgewebe, *p* Mantelhöhle, *r* Rudiment des retractilen Scheibenorgans, *s* Saugnapf, *v* Vestibulum, *x* Zellplatte (aus dem retractilen Scheibenorgan hervorgegangene Anlage des Polypids).

wird, haben wir vielleicht das Homologon der mit Endothel ausgekleideten Leibeshöhle der Süsswasserbryozoen zu erblicken.

6. Typus der Phylactolämenlarven.

Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Phylactolämen ist durch Metschnikoff (No. 20), Nitsche (No. 52), Reinhard (No. 54—56), Ostroumoff (No. 53), Korotneff (No. 48) und Jullien (No. 47a), vor Allem aber durch die neueren Untersuchungen von Davenport (No. 46a), Kraepelin (No. 50) und Braem (No. 45a) bekannt geworden. Am besten sind wir über die Entwicklung von Plumatella unterrichtet.

Das Ovarium (Fig. 701 *ov*) stellt eine traubige Wucherung der inneren mesodermalen Schicht der Leibeswand dar, welche sich an der Oralseite des zugehörigen Polypids dicht unter den sogenannten Duplicaturbändern und oberhalb der letzten Tochterknospe vorfindet. Hier wandeln sich einzelne sich vergrössernde Zellen der Mesodermschicht zu jungen Eizellen um, während andere Mesodermzellen sich zu einem

Follikelepithel um die ersteren gruppiren. Stets kommt in jedem Individuum nur ein einziger Embryo zur Entwicklung (Reinhard, Kraepelin). Die Befruchtung und der Anfang der Furchung findet noch in dem Eifollikel statt. Später jedoch gelangt der junge Embryo in einen eigenen, als Uterus fungirenden Brutsack (Oöcium Fig. 701 *x*, 702 *o*), in welchem die weitere Embryonalentwicklung durchlaufen wird. Letzterer (Fig. 701 *x*) ähnelt bei seiner ersten Entstehung sehr einer jungen Polypidknospe und stellt eine zapfenförmige Einstülpung der zweischichtigen Leibeswand dar. Von den beiden Schichten dieser Einstülpung ist die äussere oder mesodermale Schicht dazu bestimmt, den Embryo zu umhüllen, während die innere ectodermale Schicht im Laufe der weiteren Entwicklung des Oöciums eine Rückbildung erleidet. Es war früher einigermaassen zweifelhaft, ob das Oöcium eine von dem primären Eifollikel völlig gesonderte Bildung darstelle. Nach Reinhard sollte es direct aus dem Eierstockepithel hervorgehen. Nach Metschnikoff dagegen sollte das Ei aus dem ursprünglichen Follikel in die Leibeshöhle gelangen, um dann erst secundär von dem Oöcium mittelst einer Duplicatur umwachsen zu werden. Nach Kraepelin und Braem soll sich das Verhältniss in der Weise gestalten, dass die Anlage des Oöciums sich dicht an das im Ovarium befindliche reife Ei andrängt und dasselbe aus dem Eifollikel übernimmt.

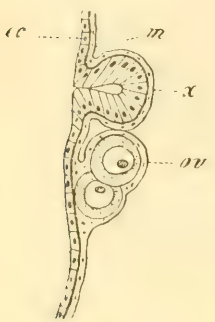


Fig. 701. Schnitt durch ein Stück der Cystidwand von Plumatella ungosa (nach Braem). *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm, *ov* Ovarium, *x* Anlage des Oöciums.

Die Furchung soll nach den Angaben der Autoren eine durchaus regelmässige sein. Allerdings glaubte Kraepelin sich in den ersten Furchungsstadien von gewissen Verschiedenheiten der einzelnen Blastomeren überzeugt zu haben. Frühzeitig tritt im Innern des Embryos eine Furchungshöhle auf und es kommt zur Ausbildung einer Cöloblastula (Fig. 702 *A*, *c*), welche durch eine polare Zelleinwucherung (Fig. 702 *B*) in das Gastrulastadium übergeführt wird. Die Einwucherungsstelle entspricht stets nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Davenport, Braem und Kraepelin jenem Pole des Embryos, welcher der Cystidwand zugekehrt ist. An derselben Stelle sollen in späterer Zeit die ersten Polypidanlagen sich entwickeln, so dass durch dieses Verhalten ein äusserst wichtiger Gegensatz zu den Gymnolämen gegeben erscheint, bei denen, soviel wir wissen, die primäre Polypidanlage stets am aboralen Pole der Larve zur Ausbildung kommt.

Während die einwuchernde Zellmasse das Blastocöl immer mehr und mehr erfüllt, kommt es im Innern derselben zur Ausbildung eines neuen Hohlraumes, welchen wir nach Analogie der übrigen Thierformen als primäre Darmhöhle zu bezeichnen geneigt wären, welcher aber nach dem weiteren Verlauf der Entwicklung nur als Leibeshöhle gedeutet werden darf. Die einwuchernde Zellmasse repräsentirt das Mesoderm, die in derselben sich entwickelnde Höhle das Cölom. Wir finden hier demnach eine Gastrulation, bei welcher das eigentliche Entoderm anscheinend fehlt. Indem die Cölomhöhle sich vergrössert, wird die mesodermale Epithelschicht dicht an das Ectoderm angedrängt, und es kommt auf diese Weise zur Ausbildung eines zweischichtigen, blasenförmigen Embryos (Fig. 702 *C*).

Wir werden dies Stadium nur dann richtig deuten können, wenn wir es mit dem auf das Gastrula-Stadium folgenden Stadium der meisten marinen Ectoprocten vergleichen (Fig. 692 *G*, pag. 1191). Dort geht aus dem primären Entoderm das sog. Füllgewebe hervor, welches das Darmrudiment der Larve repräsentirt, aus dem aber auch wichtige mesodermale Organe des Primärzoöciums entstehen. Bei den Phylactolämen-Embryonen ist dies Gewebe repräsentirt durch die innere Epithelschicht. Wir müssen hier annehmen, dass der Larvendarm eine excessive Reduction erfahren hat, so dass er auch nicht mehr im Rudiment nachweisbar ist, und können mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung diese innere Schicht als Mesoderm, und die von derselben umschlossene centrale Höhle als Cölom in Anspruch nehmen.

Die äussere Zellschicht des Embryos würden wir als das Ectoderm desselben zu bezeichnen haben. Doch darf nicht vergessen werden, dass diese Schicht embryonales, keimungsfähiges Material enthält, aus welchem die später sich entwickelnden Polypidanlagen (und somit auch Entodermmaterial) producirt werden.

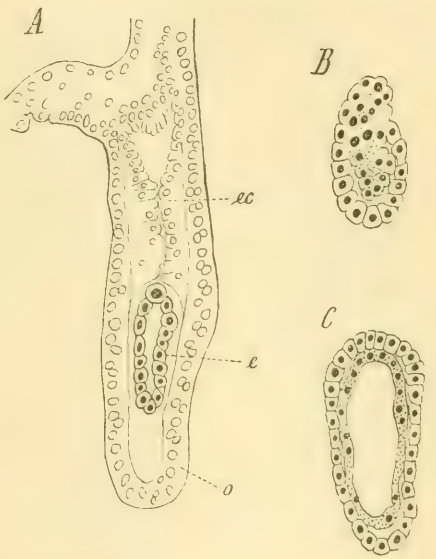


Fig. 702. Drei Stadien der Embryonalentwicklung von Plumatella (nach Kraepelin).

A Blastulastadium im Oöcium.
B Stadium der Einwucherung.
C Zweischichtiges Stadium.
e Embryo im Blastulastadium, *ec* eingestülpter Ectodermtheil des Oöciums (vgl. Fig. 701), *o* Oöcium.

Die nächste Entwicklungserscheinung betrifft die Anlage der ersten zur Ausbildung kommenden Polypide. Die Larven vieler Süsswasserbryozoen (Plumatella, Alcyonella) enthalten beim Ausschwärmen im Innern zwei wohlentwickelte Polypide (Fig. 705 *A*), von denen jedoch stets das eine das ältere primäre, und das andere eine frühzeitig entwickelte Tochterknospe zu sein scheint. Dagegen soll die Larve von Plumatella fruticosa nach Allman nur ein Primärpolypid enthalten, und auch bei Cristatella scheint die zweite Polypidanlage nicht so frühzeitig zur Entwicklung zu kommen, wie bei den obengenannten Formen. Die Polypide (Fig. 703 *p*) entstehen als einfache Einstülpungen der zweischichtigen Wand des Embryos. Die Art und Weise, in welcher sie sich weiter entwickeln, soll unten (pag. 1210 und ff.) genauer geschildert werden. Die ersten Andeutungen der Polypideinstülpungen zeigen sich in der Form einfacher Verdickungen der Leibeswand. Davenport gibt an, dass die Anlage des zweiten Polypids bei Plumatella von der des ersten unabhängig auftritt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse nach Davenport bei Cristatella. Wir werden unten (pag. 1218) sehen, dass die Entstehung jeder neu auftretenden Knospe hier innig an eine ältere Knospe geknüpft ist, und dass das

innere Knospenblatt der Polypide sich von einer unter dem ectodermalen Hautepithel gelegenen Schicht von embryonalem, wucherungsfähigem Gewebe herleitet. Dementsprechend wird auch bei der Polypidanlage in dem Embryo die Ectodermschicht der Polypidanlage von dem umgebenden Ectoderm überwachsen. Das Ectoderm ist an dieser Stelle dann zweischichtig. Die innere Schicht repräsentirt das knospungsfähige Gewebe, von welchem die innere Lage der Polypidanlagen entstammt. Von dieser Schicht entwickelt sich die innere Lage der ersten Polypidanlage, und bald darauf daneben die Einstülpung des zweiten Polypids, welche demnach bei Cristatella mit dem Primärpolypid in directem Zusammenhange steht.

Während die Polypidanlagen zur Entwicklung kommen, tritt bei Plumatella in der Mitte des Embryos eine ringförmige Verwachsung mit der Wand des Oöciums (Fig. 703 *pl*) auf. Es ist dies die bereits von Korotneff erkannte gürtelförmige Placenta, welche den Embryo im Uterussacke suspendirt erhält und die Ernährung des Embryos vermittelt. Bei Cristatella fehlt dieselbe. Hier vollzieht sich die Ernährung des Embryos von dem ectodermalen Zellpfropf aus, welcher den Hals des Oöciums verschliesst und welchem der vordere Pol des Embryos dicht anliegt.

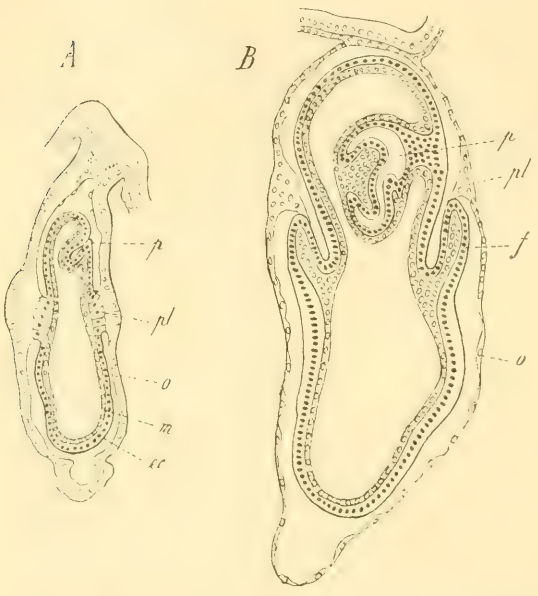


Fig. 703. Zwei spätere Entwicklungsstadien des Embryos von Plumatella (nach Kraepelin).
ec Ectoderm des Embryos, *f* Mantelfalte, *m* Mesodermschicht, *o* Oöcium, *p* Polypidanlage, *pl* Placenta.

In den späteren Stadien entwickelt sich eine als Ringfalte auftretende Duplicatur der Leibeswand (Fig. 703 *B*, *f*), welche die vordere Körperhälfte umschliesst und in welcher wir das Aequivalent der Mantelfalte der übrigen Bryozoenlarven zu erkennen haben. Eine den hinteren Pol einnehmende Ectodermverdickung (Fig. 704 *A*, *x*) wurde von Ostroumoff als rudimentäre Saugnapfanlage in Anspruch genommen, während jene vordere, gewölbte Körperparthie, in welcher die Polypidanlagen auftreten, als Aequivalent des retractilen Scheibenorgans zu deuten ist.

Wenn sich auf diese Weise die Larven der Phylactolämen ungezwungen auf das Schema der marinen Formen beziehen lassen, so ergibt sich eine Schwierigkeit für diese Zurückführung aus dem oben erwähnten Umstande, dass hier die ursprüngliche Gastrulaeinwucherung an dem vorderen Pole stattfinden soll, welcher dem retractilen Scheibenorgan gleichgesetzt wurde. Wir können vorläufig über diese Schwierigkeit, welche sich der Vergleichung der

Larven der Phylactolämen und der Gymnolämen in den Weg stellt, nicht hinwegkommen.

Der Embryo, welcher sich in der geschilderten Weise entwickelt hat, bedeckt sich sodann an seiner äusseren Oberfläche mit Wimpern und schwärmt aus. Nach Kraepelin soll das Ausschwärmen durch die Mündung eines rückgebildeten Polypids (meist desjenigen des Mutterthieres) stattfinden. Braem dagegen glaubt, dass die Höhle des Oöciums sich direct nach aussen eröffne, um das Ausschwärmen zu ermöglichen. Die ausschwärmenden Larven haben eine ovale Gestalt (Fig. 704 *A* und 705 *A*) und sind an der ganzen Oberfläche bewimpert. An ihrem vorderen Pole befindet sich eine Oeffnung, welche in die umfangreiche Mantelhöhle führt, in deren Grunde die beiden Polypidanlagen vorragen.

Die Festsetzung der Larve (Fig. 704 *A*) erfolgt zunächst vermittelst des hinteren Poles (Fig. 705 *A*, *x*), an welchem das Ectoderm eine drüsig veränderte Beschaffenheit aufweist (Saugnapfrudiment von Ostroumoff). Hierauf wird jener Körperfortsatz, welcher die Polypide trägt, aus der Mantelhöhle hervorgestülpt, während gleichzeitig die Manteldupliatur (*f*)

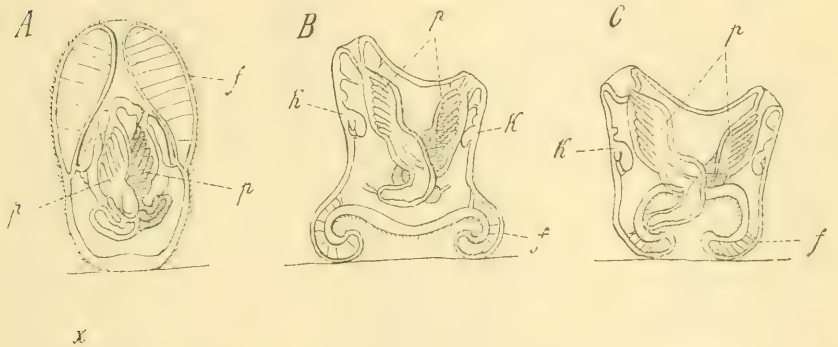


Fig. 704. *A—C* Drei aufeinander folgende Stadien der Festsetzung der Larve von Plumatella (nach Braem).

f Mantelfalte (in *B* und *C* nach unten geschlagen), *k* Knospen, *p* die zwei ausgebildeten Polypide, *x* drüsige Parthie am Hinterende, mit welcher sich die erste Anheftung vollzieht.

nach hinten zurückgeschlagen wird (Fig. 704 *B* und 705 *B*). Nun löst sich der hintere Körperpol von seiner Anheftungsstelle los, die Ränder der Manteldupliatur (*f*) nähern sich bis zur Verschmelzung (Fig. 704 *C*), und es kommt auf diese Weise eine Einstülpung zu Stande, in welche der grösste Theil der äusseren, bewimperten Körperoberfläche der Larve aufgenommen wurde, um daselbst einer fettigen Degeneration anheimzufallen.

Der wesentlichste Unterschied gegenüber der Metamorphose der marinen Formen besteht hier in dem Fehlen der Saugnapfbildung. Es kommt demnach auch keine basale Adhäsivplatte zur Entwicklung. Die ganze Wandung der jungen Colonie geht ausschliesslich aus jenem Theil der Körperwand hervor, welcher in der Larve die Mantelhöhle innen auskleidete. Das Verhalten der Manteldupliatur dagegen ist hier das gleiche, wie bei den marinen Formen.

IV. Entwicklung des Polypids.

Wir haben noch die Entwicklung des Polypids (d. i. des retractilen Kopfabschnittes des Thieres + dem daran hängenden Darmkanal) genauer zu besprechen. Insoweit es sich um die Metamorphose der Larve und die Entwicklung des Polypids im Primärzoöcium handelt, liegen hauptsächlich die Untersuchungen von Repiachoff (No. 29) an Tendra, von Barrois (No. 9) an Lepralia und die neueren von Prouho (No. 28) an Flustrella vor. Die Entwicklung dieses primären Polypids geht ganz auf die gleiche Weise vor sich, wie die der Polypide in den später zur Entwicklung kommenden Knospen der Colonie oder in jenen Zoöcien, deren Darmkanal und Polypid früher (wie schon pag. 1189 erwähnt wurde) eine Rückbildung erlitten hat und deren Polypid demnach durch Regeneration erneuert werden muss. An letzteren Objecten ist die Entwicklung des Polypids Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen, von denen die von Nitsche (No. 23 und 52), Repiachoff (No. 30), Joliet (No. 17), Haddon (No. 12), Ostroumoff (No. 26) und vor Allem die neueren von Seeliger (No. 37a), Davenport (No. 11 und 46a), Braem (No. 45a), Oka (No. 52a) und Kraepelin (No. 50) genannt seien. In welcher Weise das Polypid in den Statoblasten zur Ausbildung kommt, ist besonders von Braem (No. 45a) und Oka (No. 52a) geschildert worden.

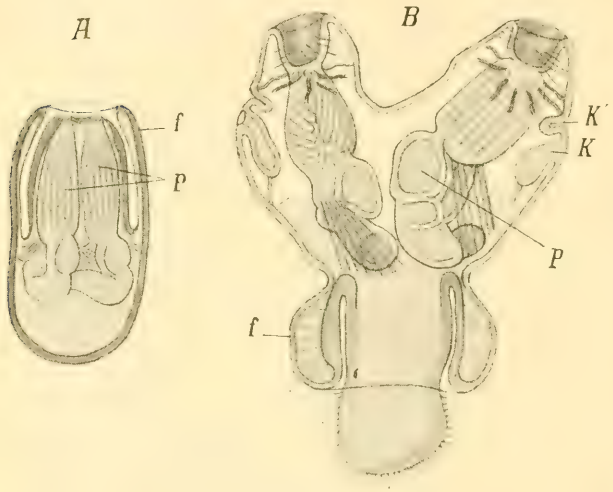


Fig. 705. Zwei Entwicklungsstadien von Alcyonella fungosa (nach Nitsche).

A Ziemlich weit entwickelter Embryo.

B Larve mit zwei Polypiden, im Begriff sich eben festzusetzen, die Mantelfalte *(f)* ist bereits nach hinten umgeschlagen, die Ausstülpungsöffnungen der Polypide sind weit aus einander gerückt und diese letzteren eingezogen.

p die beiden zuerst gebildeten Polypide, *k*, *k'* Knospen weiterer Polypide, *f* Mantelfalte.

Wir haben die Anlage des Polypids in dem Primärzoöcium von Bugula (pag. 1202, Fig. 698 *B*) in der Form eines doppelwandigen Sackes auftreten sehen, dessen innere Zellschicht durch Einstülpung aus dem retractilen Scheibenorgan hervorgegangen sein soll (vgl. dagegen die Angabe von Prouho pag. 1198), während die äussere Schicht wahrscheinlich aus angelagerten Zellen des sogenannten Füllgewebes entstanden ist. Ebenso stellt die erste Anlage des Polypids in den Knospen (*k k'* Fig. 705), in den sich regenerirenden Individuen und in den Statoblasten ein zweischichtiges Säckchen dar, welches

durch Einstülpung einer Stelle der zweischichtigen Leibeswand (Endocyste) entstanden ist. Bei den marinen Bryozoen und bei Alcyonella weist diese Einstülpung von Anfang an ein Lumen auf, welches direct in das Lumen des Polypidsäckchens übergeht. In anderen Fällen, z. B. bei Paludicella (nach Davenport), ist es zunächst eine solide Einwucherung, in deren Innern sich erst secundär ein Lumen etablirt. Stets bleibt das zweischichtige Polypidsäckchen durch einen kürzeren oder längeren Strang mit jener Stelle der Leibeswand, von welcher die Einstülpung ausging, in Verbindung. Dieser Strang (in unserer Fig. 706 *A* und *B* nicht vollständig eingezeichnet), welcher aus dem Hals der ursprünglichen Polypideinstülpung hervorgegangen ist, wird in späteren Stadien wieder durchgängig und stellt dann den Mündungsabschnitt der Tentakelscheide dar (vgl. Fig. 706 *C*, *ts*).

Die äussere Schicht des Polypidsäckchens (Fig. 706 *A*, *a*) steht mit der mesodermalen Schicht der Leibeswand in continuirlichem Zusammenhang und liefert die mesodermalen Theile des Polypids (Auskleidung der Leibeshöhle, die Muscularis, sowie die grösseren Muskelgruppen etc.). Die innere Schicht des Polypidsäckchens (Fig. 706 *A*, *i*) entstammt dem Ectoderm der Leibeswand und liefert das ectodermale Epithel des gesammten Polypids und der Tentakelscheide, das Nervensystem und das innere Epithel des gesammten Verdauungstractes. Wir würden diese Schicht als das Ectoderm des Polypids bezeichnen dürfen, wenn nicht auch das Mitteldarmepithel von derselben seinen Ursprung nehmen würde.

Nach den neueren Untersuchungen von Seeliger, Davenport, Kraepelin, Braem und Oka kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die innere Schicht des doppelwandigen Säckchens durch Einstülpung von der ectodermalen Schicht des Mutterthieres abzuleiten ist, die äussere Schicht dagegen dem Mesoderm desselben ihren Ursprung verdankt. Frühere Beobachter hatten zum Theil die ganze Knospe von dem Ectoderm des Mutter-

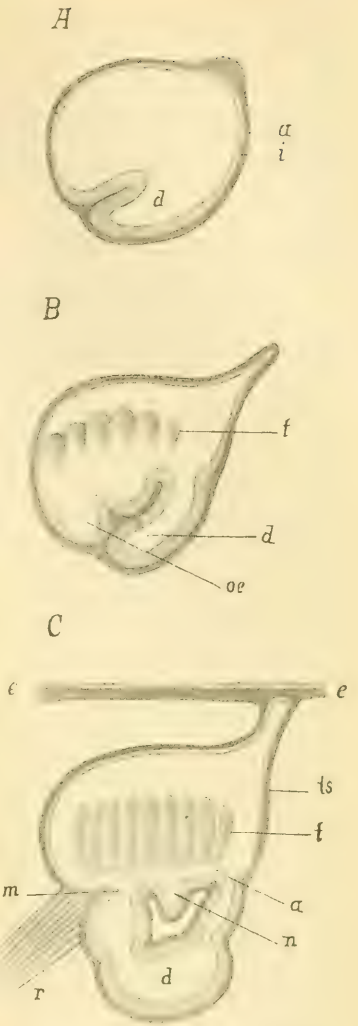


Fig. 706. Schema der Entwicklung des Polypids (Medianschnitt, im Anschlusse an Abbildungen von J. Barrois und Nitsche).

A sackförmige Polypidanlage. Durch eine Einschnürung ist die Sonderung der Mitteldarmanlage *d* gekennzeichnet.

B Entwicklung der Tentakelknospen *t* und der Oesophageinstülpung *oe*.

C älteres Entwicklungsstadium in Verbindung mit der Endocyste *e e*.

a äussere, *i* innere Schicht der Polypidanlage, *d* Mitteldarmanlage, *ee* Endocyste, *m* Mund, *n* Einstülpung zur Bildung des Ganglions, *oe* Oesophagus, *r* Retractor, *t* Tentakel, *ts* Tentakelscheide. *a* (in *C*) Anus.

thieres abgeleitet (so Nitsche, Ehlers und Claparède), während Haddon alle drei Keimblätter des Mutterthieres an der Bildung der Knospe participiren liess. Nach Joliet (No. 17) dagegen sollte die erste Anlage des Polypids bei Eucratea ausschliesslich aus dem Funiculargewebe (Endosarc) hervorgehen, also aus einer Schicht, welche wir als dem Mesoderm zugehörig auffassen. Die erste Anlage des Polypids sollte in einem Häufchen ganz gleichartiger Zellen bestehen, welche sich erst secundär in zwei Schichten anordnen, indem die im Innern gelegenen Zellen epithelialen Charakter gewinnen und sich um eine centrale Höhle orientiren, während die oberflächlichen Zellen die äussere Schicht liefern.

Die erste Veränderung, welche sich an dem zweischichtigen Polypidsäckchen bemerkbar macht, besteht in der Abtrennung eines divertikelähnlichen Anhanges (Fig. 706 *A*, *d*, 709 *B*, *d*), in welchem die erste Anlage des Darmkanales und zwar speciell die des Magens und Enddarmes gegeben ist. Die Abtrennung dieses Anhanges ist im Wesentlichen auf eine von beiden Seiten her wirkende Einschnürung oder Einfaltung der Wand des ursprünglichen Säckchens zurückzuführen. Dementsprechend steht das Lumen der Darmanlage anfangs noch in ihrer ganzen Länge durch einen engen Spalt mit dem Lumen des übrigen Säckchens in Communication. Erst nach vollendeter Abschnürung wird dieser Spalt verschlossen. Es erhält sich dann nur mehr die Communication an dem oberen Ende des Divertikels, aus welcher die Afteröffnung (Fig. 706 *C*, *a*) hervorgeht. Hierauf entwickelt sich in den folgenden Stadien eine zweite Aussackung (Fig. 706 *B*, *oe*) an der entgegengesetzten (abneuralen oder oralen) Seite des Polypidsäckchens, welche dem blinden Ende des erstgebildeten Divertikels entgegenrückt und mit demselben verschmilzt (Fig. 706 *C*). Es ist die Anlage des Oesophagus. Nachdem an der Berührungsstelle der beiden Divertikel ein Durchbruch stattgefunden hat, ist der Darmkanal in der Hauptsache vollendet. Erst später kommt der sogenannte Magenblindsack zur Ausbildung.

Die hier gegebene Schilderung der Entwicklung des Darmkanals stützt sich auf die übereinstimmenden Angaben von Barrois (No. 9), Prouho (No. 28), Braem (No. 45 a), Davenport (No. 11 und 46 a) und Kraepelin (No. 50). Eine Modification dieses Processes wurde von Nitsche (No. 23) für Alcyonella und Flustra membranacea und neuerdings von Ostroumoff (No. 26) angegeben, indem die Abschnürung des Darms durch Bildung einer von rechts und links in das Innere der sackförmigen Polypidanlage vorwachsenden Einstülpung vor sich gehen soll. Die beiden Einstülpungen erreichen sich in der Medianebene und verwachsen. Die vor und hinter dieser Verwachsung frei bleibenden Communicationen werden zur Mundöffnung und Afteröffnung. „Man muss sich den Vorgang ähnlich denken, wie wenn man einen zweischichtigen hohlen Gummiball in beide Hände nähme und nun mit dem Finger jederseits so lange drückte, bis sich die beiden Fingerspitzen, getrennt durch die vierfachen Wandungen des Balles gegen einander legten.“ Hier würde demnach der Oesophagus seine Entstehung keiner selbstständigen Anlage verdanken. Eine ähnliche Entstehung des Darmkanals hat Seeliger an den Knospen von Bugula beobachtet. Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass die beiden gegenüberstehenden Typen der Darmentwicklung nicht in fundamentalen Gegensatz zu bringen sind; in beiden Fällen vollzieht eine von den beiden Seiten vordringende Einschnürung die Sonderung des Darmkanals vom Atrium. Es muss als nebensächlich betrachtet werden, ob dieselbe mit oder ohne vollständige Durchschnürung der Oesophagus-Anlage einhergeht, so dass wir uns wohl denken können, dass selbst bei nahe ver-

wandten Formen im einen Falle der eine, im anderen der zweite Typus der Knospenentwicklung sich findet.

Dagegen soll nach Oka (No. 52a) bei Pectinatella (sowohl in den Statoblasten, als auch in den Knospen) das zuerst gebildete Divertikel die gemeinsame Anlage des Oesophagus und Magens darstellen, so dass hier die Mundöffnung zuerst gebildet erscheint. Das Intestinum soll hier als Blindsack aus dem Magen hervorwachsen und sich gegen das Atrium (den oberen Hohlraum) eröffnen, wodurch die Afteröffnung gebildet erscheint.

Die Entstehung des Ganglions ist auf eine Einstülpung zurückzuführen, welche sich im Grunde des als Atrium zu bezeichnenden oberen Hohlraums zwischen Mund- und Afteröffnung einsenkt (Fig. 706 *C*, *n*). Aus dem Lumen dieser Einstülpung geht die definitive Gehirnhöhle hervor. Nach vollständiger Abschnürung der Ganglionanlage entsteht an derselben (nach Braem) jederseits ein ohrförmiges Divertikel, welches die Anlage der Lophophornerven darstellt. Jedes dieser Divertikel wächst in einen nach hinten in den entsprechenden Lophophorarm sich erstreckenden, und in einen vorderen, den Schlund umgreifenden Nerven aus.

Der obere, nach Abtrennung der Darmanlage übrigbleibende Hohlraum des primären Säckchens wird als Atrium (Fig. 709 *B*, *at*) oder Hohlraum der Tentakelscheide bezeichnet. Seine Wände wandeln sich grösstentheils in die Tentakelscheide um. Frühzeitig kommen im Grunde dieses Hohlraumes die Anlagen des Lophophors und der Tentakel (Fig. 706 *B*, *t*) zur Entwicklung. Die erste Anlage des Lophophors stellt sich als ein in das Innere des Atriums vorspringender Wulst dar, welcher die Mundöffnung halbmondförmig umgibt. Bei den Gymnolämen schliesst sich dieser Wulst vor der Afteröffnung zu einem die Tentakel tragenden Ringe. Dem nach innen vorspringenden Wulste des Lophophors entspricht an der Aussenseite des Polypidsäckchens eine Rinne, welche sich bald zu einem geschlossenen Kanale umwandelt. Es ist dies der sogenannte Ringkanal, der als eine abgeschnürte Parthie der Leibeshöhle zu betrachten ist. Die Tentakel entstehen als handschuhfingerförmige Auswüchse des Lophophors. Sie stehen bei den Gymnolämen zunächst in zwei Reihen zu beiden Seiten des Körpers (Davenport, Prouho). Erst später treten die beiden Reihen durch die Entwicklung der vor dem Munde gelegenen Tentakelknospen unter einander in Verbindung, während die zuletzt entstehenden Tentakel an der Analseite den Ring zum Abschlusse bringen.

Bei den Phylactolämen wachsen die hinteren Enden der halbmondförmigen Lophophoranlage zu mächtigen, in das Innere des Atriums vorspringenden, handschuhfingerförmigen Einstülpungen (Fig. 709 *C*, *l*) aus. Es sind dies die Anlagen der beiden Lophophorarme. Die im Innern dieser Fortsätze befindlichen Höhlen (Lophophorhöhlen) sind als ein Theil der Leibeshöhle aufzufassen. Sie communiciren unter einander durch den den Schlund umgreifenden, halbzirkelförmigen Ringkanal. An der Analseite sollen sie nach Braem durch den sogenannten Gabelkanal in Verbindung stehen, so dass auch hier das System der Lophophorhöhle einen den Schlund umgreifenden Ring darstellen würde. Allerdings hat dieser Gabelkanal von anderer Seite (Cori) eine andere Deutung erfahren. Bei den Phylactolämen entstehen zunächst die oralwärts befindlichen Tentakel, sodann die sich an der Aussenseite der Lophophorarme anschliessenden, so dass die Tentakelbildung an der Aussenseite bis zur Spitze der Arme fortschreitet. Sodann treten die Tentakelknospen an der Innenseite der Arme auf. Hier entwickeln sie sich jedoch von der

Spitze gegen die Basis zu, so dass die Tentakeln in der Medianparthie über dem Epistom, welche dem sogenannten Gabelkanal aufsitzen, zuletzt gebildet werden.

Das Epistom entsteht als eine faltenförmige Erhebung analwärts von der Mundöffnung, in welche sich eine nach oben gerichtete Ausstülpung der Leibeshöhle, die sogenannte Epistomhöhle, fortsetzt. Es muss erwähnt werden, dass mehrere Autoren (Seeliger u. A.) das Vorhandensein einer rudimentären Epistomanlage bei Gymnolämen anführen.

Aus der äusseren oder mesodermalen Schicht der Polypidanlage gehen hervor: der peritoneale Ueberzug des Darmkanals, die Muskelschicht des Darmes, ferner ein Theil der Körpermuskeln, vor Allem die Retractoren. Die Entwicklung der letzteren ist hauptsächlich von Braem und Davenport studiert worden und vollzieht sich in der Weise, dass sich am Knospenhalse Gruppen von Mesodermzellen absondern, welche einerseits ihren Ansatzpunkt am Polypid, andererseits an der Cystidwand finden. Ursprünglich setzen sich diese Anlagen der Retractoren an einen Punkt der Cystidwand an, welcher ganz nahe am Knospenhalse gelegen ist. Erst später rückt dieser Ansatzpunkt der Retractoren mit dem ferneren Auswachsen der Cystidwand weiter von der Mündungsstelle der Polypidanlage ab.

Bei den Phylactolämen ist die äussere Mesodermlage der Polypidknospe auch wesentlich an der Ausbildung des Funiculus betheiligt, von der wir unten (pag. 1221) zu sprechen haben werden. Wahrscheinlich ist auch die Entwicklung der Nephridien der Phylactolämen, deren Vorhandensein von Verworn und Cori behauptet und neuerdings von Blochmann bestätigt wurde, während Braem und Kraepelin die Anwesenheit dieser Organe in Abrede stellen, auf diese Körperschicht zurückzuführen.

Wie sich aus der obigen Schilderung ergibt, liefert das innere Blatt der zweischichtigen Polypidanlage die ectodermale Epithelschicht des Polypids und ausserdem noch die innere epitheliale Auskleidung des Darmkanals, somit auch jene Theile, welche wir sonst dem Entoderm zuzurechnen pflegen. Aus der äusseren Schicht der Polypidanlage gehen die mesodermalen Gebilde (das splanchnische Blatt des Mesoderms, die Muskelzüge, die innere Auskleidung der Tentakelhöhlen etc.) hervor.

Wenn die oben geschilderten Organanlagen zur vollen Entwicklung gekommen sind, bricht die Höhlung der Polypidanlage nach aussen durch, worauf der vordere Abschnitt des Polypids mit der Tentakelkrone nach aussen vorgestreckt und entfaltet werden kann.

Es muss als sehr auffällig erscheinen, dass nach diesen Angaben das gesammte Innenepithel des Darmkanals (sowohl jene Theile, welche man gewöhnlich vom Ectoderm ableitet, als die entodermalen Antheile) aus ein und derselben Anlage, der inneren Schicht der sackförmigen Polypidanlage, hervorgehen. Jene Schicht konnten wir an dem Primärzoöcium von Bugula durch Einstülpung von dem Ectoderm der Larve ableiten und ebenso lässt sie sich in der Polypidanlage der Knospen und der sich regenerirenden Individuen auf das Ectoderm des Cystids zurückführen. Wir würden demnach hier zur Annahme gedrängt, dass der gesammte Darmkanal dem Ectoderm entstammt.

Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, für einen mittleren (entodermalen) Theil des Darmkanals eine andere Art der Entstehung zu supponiren. Einen Anhalt hierfür bot vor Allem die von Repiachoff (No. 30)

gewürdigte constante Verbindung, welche die Darmanlage des Polypids in späteren Stadien mit dem sog. braunen Körper eingeht. Im Primärzoöcium enthält der braune Körper die durch Degeneration der Larvenorgane und des Füllgewebes entstandenen Massen, während die in den rückgebildeten Zoöcien der Colonie befindlichen, von einer eigenen, zelligen Hülle umschlossenen, braunen Körper als Reste des degenerirten Polypids aufzufassen sind. Die Darmanlage des neu gebildeten Polypids ist ursprünglich durch Stränge des Funiculargewebes mit dem braunen Körper verbunden, legt sich später dicht an denselben an, und soll ihn schliesslich umwachsen und in das Innere der Darmhöhle aufnehmen. Die letzten Reste des braunen Körpers sollen dann durch die Afteröffnung des neugebildeten Polypids nach aussen ausgeworfen werden. Bei dieser Umwachsung soll nach Ostroumoff (No. 26) die Epithelschicht des Magenblindsackes von Zellen des braunen Körpers geliefert werden. Eine gewisse Schwierigkeit erwächst für diese Annahme aus der Entwicklung des Darmes in den jungen Knospen, in denen kein brauner Körper vorhanden ist. Doch glaubt Ostroumoff diese Schwierigkeiten durch den Hinweis auf die Beziehungen, welche das Funiculargewebe zwischen dem Mutterzoöcium und der Knospe herstellt, sowie durch die Annahme, dass auf diesem Wege entodermale Zellmassen vom mütterlichen Individuum in die Knospe wandern, beheben zu können. In diesem Punkte berühren sich die Annahmen Ostroumoff's mit denen Haddon's, welcher an der Bildung der Knospen sämmtliche drei Keimblätter des Mutterzoociums theilnehmen lässt, so wie auch in gewissem Sinne die Beobachtungen Joliet's hierher zu zählen sind. Nach Joliet (No. 17) entsteht der Darmkanal des sich entwickelnden Polypids nicht aus der Innenschicht der zweiblättrigen, sackförmigen Polypidanlage, sondern aus einem abgesonderten Zellhaufen, der der Aussenschicht der Polypidanlage entstammt. Es würde dann die Innenschicht der Polypidanlage nur die ectodermalen Theile des Polypids liefern, während die Aussenschicht derselben die mesodermalen und entodermalen Parthien enthalten würde. Auf jeden Fall würde der Darmkanal (Mitteldarm) nach Joliet eine von den ectodermalen Anlagen gesonderte Entstehung nehmen. Die neuesten Untersuchungen bestätigen die Ansicht, dass der gesammte Darm des Polypids von der Innenschichte der doppelwandigen Anlage entstammt, doch weicht Prouho von der oben geschilderten, auf die Angaben der neueren Autoren gestützten Darstellung insofern ab, als er in einem Häufchen unregelmässig angeordneter Zellen, welche dem Ende des Divertikels *d* in unserer Fig. 706 aufsitzen, die Anlage des Mitteldarms erblickt, während aus jenem Divertikel ausschliesslich der Enddarm hervorgehen soll. Nach Prouho soll sich allerdings dieses Zellhäufchen von dem erwähnten Divertikel herleiten, aber es lässt sich nicht leugnen, dass diese Angabe geeignet ist, den lange genährten Zweifeln über die gleichartige Abstammung von Vorder-, Mittel- und Enddarm des Polypids neue Nahrung zuzuführen.

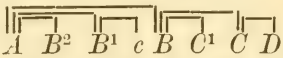
V. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Ectoprocten.

A. Knospung.

Die Colonien der Bryozoen gehen aus dem Primärindividuum durch fortgesetzte Knospung hervor. Die Gesetze der Knospung sind von Nitsche (No. 23 und 52) und neuerdings von Braem (No. 45a) und Davenport (No. 11 und 46a) eingehender studiert worden. Nach der Richtung, welche die Knospen bei ihrem Hervorwachsen einhalten, können wir meist zwei Arten von Knospen unterscheiden: 1) solche, welche in

derselben Richtung fortwachsen, welche das Muttercystid inne hatte; diese Knospen dienen zur directen Verlängerung des Astes oder Zweiges, welchem das Mutterthier angehört; 2) solche, welche bei ihrem Hervorwachsen aus dem Muttercystid eine neue Richtung einschlagen und daher zur Bildung neuer Verzweigungen Anlass geben. In vielen Fällen wachsen die neu sich bildenden Aeste seitlich hervor. Die Knospen der zweiten Art sind dann Lateralknospen, während die Fortführung der Aeste durch Medianknospen besorgt wird, d. h. durch Individuen, welche dieselbe Medianebene innehalten, wie das Mutterthier. Doch muss erwähnt werden, dass in manchen Fällen auch Medianknospen zur Entwicklung neuer Aeste Anlass geben können, indem sie zwar dieselbe Medianebene einhalten, wie das Mutterthier, aber innerhalb derselben eine neue Richtung einschlagen.

Die Entwicklung der Knospen und die dadurch bedingte Verästelung des Stockes geht bei den einzelnen Bryozoen-Formen nach bestimmten Gesetzen vor sich, für welche man schon seit längerer Zeit gewisse Formeln als graphischen Ausdruck anzuwenden pflegt. Man vergleiche hinsichtlich dieser Wachsthumsgesetze der Colonie, auf die wir uns hier im Detail nicht einlassen können, vor Allem die neueren Mittheilungen Davenport's (No. 11). Für Plumatella hat Braem eine in gleicher Weise für das Wachsthum der übrigen Phylactolämen gültige Formel aufgestellt:



wobei jedesmal Mutter und Tochter je durch ein — verbunden sind. Durch Vergleich mit Fig. 707 wird die Bedeutung dieser Formel verständlich werden. Das Primärindividium A hat durch Knospung die Individuen B, B^1, B^2 hervorgehen lassen, B seinerseits hat C und C^1 erzeugt u. s. f. Die Individuen A, B, C, D, die durch die erstmalige Theilung jedesmal entstandenen sogenannten Hauptknospen, dienen zur Fortführung des Hauptstammes in centrifugaler Richtung, während die Zwischenknospen B^1 B^2 B^3 etc. sich zwischen die älteste Knospe B und die Mutter A einschalten und zur secundären Verästelung des Stammes dienen. Während in der Reihenfolge der Hauptknospen das distale Individuum, welches die Spitze des Astes bezeichnet, das jüngste ist (in unserem Falle G), zeigen die Zwischenknospen B^1 B^2 B^3 die umgekehrte Reihenfolge, indem die jüngstgebildete (B^3) dem Mutterindividuum A am nächsten gelegen ist.

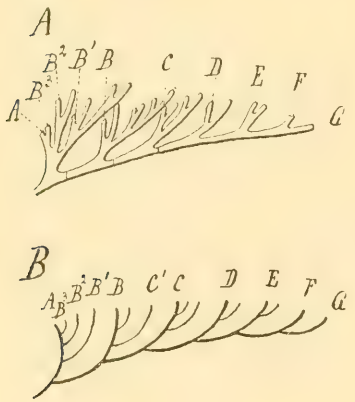


Fig. 707. *A* Zweig von Plumatella fruticosa (nach Braem).
B Schema der Verästelung bei derselben Form.

Vielfach ist die Zahl der Knospen, welche jedes Individuum zu produciren im Stande ist, eine beschränkte. So werden z. B. bei Cristatella in der Regel nur zwei Knospen producirt, von denen die ältere eine Lateralknospe, die jüngere eine Medianknospe darstellt. Bei Paludicella dagegen ist jedes Individuum in der Lage, eine Medianknospe und zwei Lateralknospen zu produciren u. s. f.

Der verschiedenartige Habitus der Bryozoenstöcke ist von der Beschaffenheit der Cystidwand, welche durch stärkere Chitinisirung oder Einlagerung von Kalksalzen starrer werden oder andererseits eine mehr weichhäutige (Cristatella), ja gelatinöse Beschaffenheit (Alcyonidium, Flustrella) gewinnen kann, und von der mehr oder weniger dichten Aneinanderlagerung der einzelnen Verzweigungen abhängig. Behalten die letzteren ihre Selbstständigkeit bei, so entstehen moosähnliche, dentritisch verästelte Colonien. Durch so dichte Aneinanderlagerung der einzelnen Zweige in einer Fläche, dass die benachbarten Zweige mit einander verwachsen, kommt es zur Entwicklung von blatt- oder fächerförmigen sowie krustenbildenden Colonien, während ein dichtes Aneinanderdrängen der Verzweigungen in verschiedenen Raumrichtungen zur Ausbildung von fungösen Formen (Alcyonella) führt. Am Weitesten ist die Verschmelzung der einzelnen Cystide unter einander bei Cristatella gediehen, bei welcher nur mehr durch die vom Rande der Colonie einwachsenden Mesodermsepten die ursprüngliche Trennung der einzelnen Zweige angedeutet erscheint.

Die jüngsten neuproducirten Knospen sitzen in der Regel an der Spitze der Zweige. Bei den flächenhaften Colonien repräsentirt daher der Rand der Colonie die Knospungszone, von welcher die Weiterbildung der Colonie ausgeht. In gleicher Weise sitzen bei Cristatella die jüngsten in Bildung begriffenen Individuen an dem Rande der Colonie (Fig. 708 *kz*), während die ältesten (*dp*) im Centrum derselben sich vorfinden.

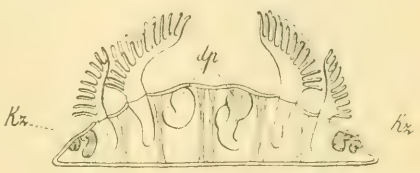


Fig. 708. Querschnitt durch eine Colonie von Cristatella (nach Braem). *dp* älteste Polypide der Colonie, in Rückbildung begriffen, *kz* Knospungszone.

Braem hat bereits auf einen wichtigen Unterschied in den Beziehungen der Knospe zum Mutterthier hingewiesen, welcher zwischen den Phylactolämen und Gymnolämen vorherrscht. Die Phylactolämencolonie ist derart angelegt, dass jedes Individuum seine Oralseite gegen das distale Ende des Zweiges, welchem es angehört, gerichtet hat. Die jüngeren Individuen knospen daher hier an der Oralseite der älteren (Fig. 708). Bei den Gymnolämen dagegen sind die Individuen umgekehrt orientirt. Hier entsteht jede neuauftretende Knospe an der Analseite des Mutterindividuums (vgl. Fig. 710). Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich zwischen beiden Gruppen in Bezug auf die Orientirung der einzelnen Individuen zur Unterlage. Bei den Phylactolämen wenden die Individuen im zurückgezogenen Zustande der Unterlage ihre Oralseite zu, während bei den Gymnolämen dasselbe mit der Analseite der Fall ist. Die Versuche von Braem und Davenport, die obenerwähnten Unterschiede in den Lagerungsbeziehungen der Knospen zum Mutterthier bei Gymnolämen und Phylactolämen auf ein einheitliches Schema zurückzuführen, scheinen uns nicht ganz unanfechtbar.

Braem supponirt bei Gymnolämen ein rückgebildetes Primärindividuum, welches dem Distalende (der Spitze) des Stammes entsprechen soll. Durch diese Annahme werden die Hauptknospen der Gymnolämen mit den Zwischenknospen der Phylactolämen in Uebereinstimmung gebracht. Nach Davenport dagegen soll in beiden Fällen, sowohl bei Phylactolämen als bei Gymnolämen, jede Knospe ihre Analseite jener wucherungsfähigen Keimzone

zuwenden, von welcher sie den Ausgang genommen hat. Bei den Gymnolämen soll diese Keimzone an der Spitze des Stammes, also distalwärts, bei den Phylactolämen dagegen proximalwärts gelegen sein. Uns scheint, dass gerade hinsichtlich der Lage der Keimzone zwischen Gymnolämen und Phylactolämen kein principieller Unterschied vorherrscht, da in beiden Fällen die jüngsten Knospen distalwärts, also am Rande der Colonie, erscheinen. Daher muss in beiden Fällen die wucherungsfähige Keimzone die gleiche Lage haben.

Es wurde bereits von Nitsche (No. 52) darauf hingewiesen, dass bei den Ectoprocten zwei gesonderte Typen der Knospung vorkommen, durch welche sich auch die Gymnolämen und Phylactolämen gegenüberstehen. Bei den ersteren ist der Typus der Knospung mit vorauseilendem Cystid verbreitet. Hier entsteht zunächst das Cystid der Knospe als ein Auswuchs oder Divertikel des mütterlichen Cystids (Fig. 710), und erst, nachdem dasselbe eine gewisse Grösse und Selbstständigkeit erlangt hat, wird an ihm die erste Anlage des Polypids (*p*) als zweischichtige Einstülpung der Cystidwand bemerkbar. Bei den Phylactolämen dagegen wird zunächst das Polypid der Knospe angelegt, und zwar in unmittelbarer Nähe des mütterlichen Polypids, als dessen directer Abkömmling es sich darstellt (Fig. 709). Erst später rückt es von dem mütterlichen Polypid weiter ab, indem neugebildete Theile der Cystidwand sich zwischen beiden einschieben. Es ist dies der Typus der Knospung mit voraneilendem Polypid.

Nicht immer stellt sich das Cystid der Knospe als directer Auswuchs des mütterlichen Cystids dar, sondern es kann die Knospung durch besondere basale Ausbreitungen (Stolonen) vermittelt werden, wie dies beispielsweise von Ostroumoff (No. 25) für die cyclostomen Bryozoen nachgewiesen wurde und für eine Reihe von Ctenostomen (die Gruppe der Stolonifera) bekannt ist.

Es scheint, dass bei sämmtlichen Bryozoen die Knospung stets nur von ganz bestimmten Stellen des mütterlichen Körpers ausgeht, an denen sich die ursprüngliche Regenerationsfähigkeit erhalten hat. Bei den Phylactolämen, bei denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung den Typus der Knospung mit voraneilendem Polypid einhält, ist die Entstehung einer neuen Polypidanlage stets — wie dies von Hatschek zuerst beobachtet und neuerdings von Braem und Davenport genauer erkannt wurde — an eine schon vorhandene Polypidanlage gebunden (Fig. 709). Während das mütterliche Polypid, welches ursprünglich eine zweischichtige Einstülpung der Körperwand darstellt, in der oben geschilderten Weise zur Entwicklung kommt (Fig. 709 *A*, *a*) zeigt sich vielfach an dem Halse dieser Einstülpung ein oralwärts sich erhebender Auswuchs: die Anlage der Tochterknospe (*b*). Während beide Polypidanlagen sich immer mehr entwickeln, schnüren sie sich schärfer von einander ab (Fig. 709 *B*), und schliesslich rücken sie vollständig aus einander, wobei (nach Braem) ein Theil des wucherungsfähigen Gewebes des Knospenhalses zur Ausbildung der anliegenden Theile der Cystidwand aufgebraucht wird. Schon Nitsche hat diese Form der Entstehung einer Polypidanlage von einer anderen aus beobachtet und die betreffenden Stadien als Doppelknospe bezeichnet. Bei Plumatella sowohl als bei Cristatella wird die erste an jedem Polypid zur Ausbildung kommende Knospe (*B*, *C* unseres Schemas Fig. 707) nach dem Typus der Doppelknospe erzeugt. Die später sich bildenden Knospen (B^1, B^2, C^1 etc. unseres Schemas) bilden sich nach einem anderen Typus, welcher jedoch nicht

wesentlich verschieden ist. Hier entsteht die Knospenanlage (Fig. 709 *C*, *b*) in der Cystidwand selbst an der Oralseite der mütterlichen Polypidanlage; doch hängt die junge Knospenanlage von Anfang an mit dem wucherungsfähigen Gewebe des Knospenhalses der mütterlichen Polypidanlage direct zusammen, so dass auch hier der Zusammenhang jeder neuentstehenden Polypidanlage mit einer älteren zu erkennen ist. Man sieht hier auf das Deutlichste, dass die Knospung auf einen Theilungsprocess zurückzuführen ist. Jedes neuentstehende Individuum schnürt sich von einem älteren, schon vorhandenen ab, so dass sich schliesslich alle Individuen der Colonie von dem ersten, aus dem Embryo hervorgegangenen Individuum ableiten lassen.

Hinsichtlich der Ausbildung der Cystidwand bei den Phylactolämen sind die Ansichten noch getheilt. Während Braem geneigt ist, die Cystidwand ausschliesslich aus dem wucherungsfähigen Gewebe des Knospenhalses hervorgehen zu lassen, nimmt Davenport wenigstens für die Randparthien der Colonie von Cristatella ein selbstständiges Wachsthum der Cystidwand an.

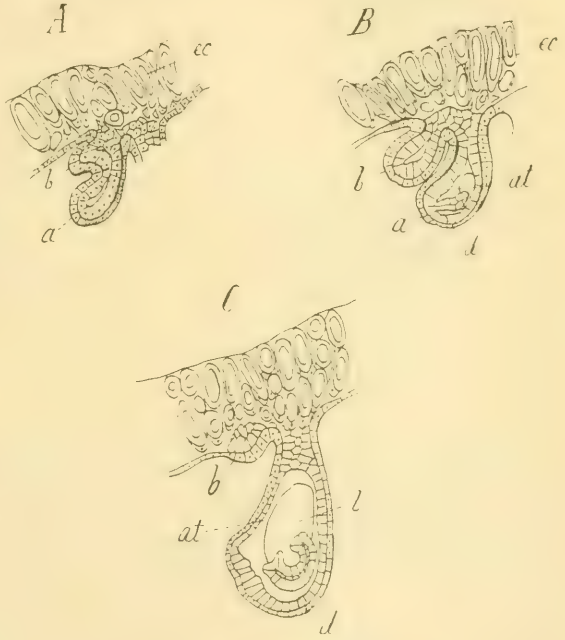


Fig. 709. *A* und *B* Zwei Entwicklungsstadien der Lateralknospen von Cristatella, *C* Entwicklung der Medianknospe derselben Form (nach Braem).

a Mutterpolypid (noch selbst in Entwicklung begriffen), *b* die daran zur Ausbildung kommende Knospe, *at* Atrium, *d* Darmanlage, *ec* Ectoderm, *l* Anlage der Lophophorarme.

Die zuletzt geschilderte Art der Knospung, bei welcher die Polypidanlage von dem ersten Anfange an bereits eine gewisse Selbstständigkeit aufweist, bildet den Uebergang zum Typus der Knospung mit voraneilendem Cystid, wie derselbe bei den Gymnolämen vielfach verbreitet ist. Unsere Fig. 710 zeigt die Entstehung neuer Individuen an der Spitze der Zweige von Paludicella nach Davenport. Hier ist der Scheitel des Aestchens von regenerationsfähigem Gewebe (*d*) eingenommen, welches durch Wachsthumsprocesse zunächst das Cystid des neuangelegten Individuums hervorgehen lässt. Während die Wand dieses neugebildeten Cystids im Allgemeinen jene histologischen Umbildungen erleidet, durch welche sie den Charakter der ausgebildeten Form gewinnt, behält das Gewebe an einer bestimmten Stelle seinen embryonalen Charakter und seine Regenerationsfähigkeit bei, und an dieser Stelle entsteht die Poly-

pidanlage (*p*). Zwei zu den Seiten derselben erhalten bleibende Inseln von wucherungsfähigem Gewebe stellen jene Parthien der Cystidwand dar, von welchen später die Entstehung der Lateralknospen ihren Ausgang nimmt.

Es wurde schon von Nitsche (No. 23) und neuerdings von Pergens (No. 27) darauf hingewiesen, dass die ältesten Individuen der Bryozoencolonie, vor Allem das aus der Larve hervorgegangene Primärzoöcium in manchen Fällen sich von den übrigen, normalen Zoöcien sowohl hinsichtlich der Gestalt und Grösse als auch hinsichtlich der Knospungsverhältnisse unterscheiden. So fand Nitsche, dass die primären Zoöcien von Flustra membranacea den Zoöcien von Membranipora ungemein ähnlich sind und sich hinsichtlich der Knospung den von Schneider (No. 5) beschriebenen Verhältnissen am Primärzoöcium von Membranipora pilosa ähnlich verhalten, d. h. es treten hier multiple Knospen auf, während im Allgemeinen jedes Zoöcium von Flustra membranacea nur eine Knospe an seinem distalen Ende erzeugt. Ebenso fand Pergens, dass das

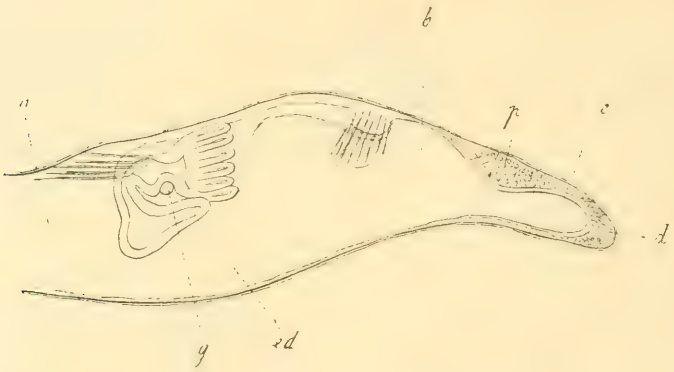


Fig. 710. Knospung bei Paludicella ehrenbergii (nach Davenport). Medianschnitt durch die fortwachsende Spitze eines Zweiges.

a b Region des Zweiges, welche zu dem distalsten noch ausgebildeten Polypid gehört, *b c* Region der neuauftretenden Polypidknospe *p c d* Region des weiterwachsenden wucherungsfähigen Gewebes an der Spitze des Zweiges.

d wucherungsfähiges Gewebe, *ed* Enddarm des Polypids, *g* Ganglion, *p* junge Polypidknospe.

Primärzoöcium von Microporella malusii ein förmliches Membranipora-Stadium durchmacht, während die von diesem erzeugten Knospen bereits zu Zoöcien von normaler Gestalt anwachsen.

Vielfach kommt es bei den Ectoprocten zur heteromophen Ausbildung der einzelnen Individuen. Es lassen sich dann an der polymorphen Colonie ausser den gewöhnlichen Individuen Wurzelausläufer und Stengelglieder, sowie die als Oöcien, Avicularien und Vibracularien bezeichneten, nach der Richtung einer specifischen Function umgebildeten Individuen unterscheiden.

B. Statoblastenentwicklung.

Eine besondere Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird bei den Phylactolämen durch die Erzeugung von eigenartigen Fortpflanzungskörpern, sog. Statoblasten, vermittelt. Die Entwicklung durch Stato-

blasten muss auf die Knospung zurückgeführt werden. Nach den neueren Untersuchungen von Kraepelin und Braem kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in den Statoblasten encystirte Dauerknospen zu erkennen haben, welche dazu bestimmt sind, die Erhaltung und Verbreitung der Süsswasserbryozoen während der Wintermonate zu sichern.

Der ausgebildete, linsenförmige Statoblast (Fig. 713 *B*) weist eine äussere, chitinöse, meist mit lufthaltigem Schwimmring (*sr*) versehene Hülle (*c*) und einen zelligen Inhalt, den eigentlichen Keimkörper auf. An letzterem kann man ein von Reinhard gefundenes, oberflächliches Epithel (Fig. 713 *A*, *ec*) und eine körnige, dotterreiche, zellhaltige Inhaltsmasse (*d*) unterscheiden. Der Bau des Keimkörpers lässt sich demnach mit dem oben (pag. 1190) beschriebenen Ectoproctenembryo vergleichen, wenn wir in dem Oberflächenepithel das Ectoderm, in der körnigen Innenmasse dagegen das Aequivalent des Füllgewebes erblicken.

Die Statoblasten entstehen in einem als Funiculus bezeichneten Strange, welcher von der Spitze des Magenblindsackes zur Cystidwand zieht (Fig. 714 f.). Sie finden sich in diesem Strange derart rosenkranzförmig angereiht, dass die jüngsten erkennbaren Statoblasten-Anlagen an dem der Cystidwand genäherten Ende des Funiculus auftreten, während die am weitesten ausgebildeten Statoblasten in der Nähe des Magenblindsackes sich finden.

Um über die Entstehung und Bedeutung der Statoblasten Klarheit zu erlangen, muss man, wie dies Braem gethan hat, auf die jüngsten Entwicklungsstadien des Funiculus zurückgehen. Nach Braem entsteht der Funiculus zunächst in der Form einer faltenförmigen Erhebung des äusseren (mesodermalen) Knospenblattes an der Oralseite des Halsabschnittes einer jungen Polypidanlage. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung trennt sich diese Falte von dem Halse der Polypidanlage ab (Fig. 711 *A*), so dass ein kurzer Strang (*f*) entsteht, welcher mit seinem oberen Ende sich an die Cystidwand, mit seinem unteren Ende dagegen an die Polypidanlage inserirt. Durch das weitere Auswachsen der Cystidwand rückt die obere Ansatzstelle des Funiculus immer weiter

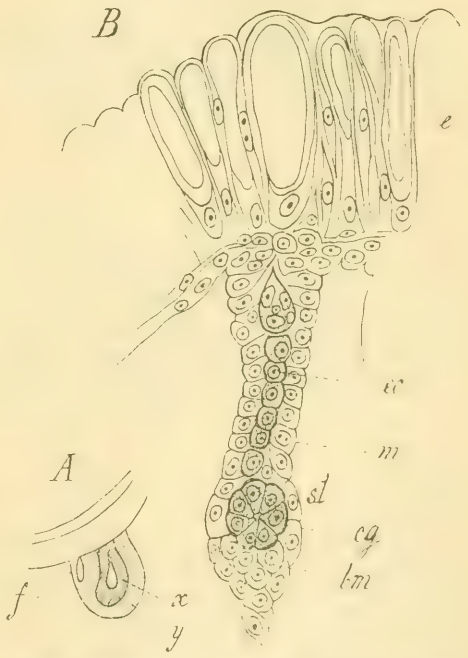


Fig. 711. *A* junge Polypidknospe von Plumatella mit der Anlage des Funiculus *f* (nach Braem), *x* innere, *y* äussere mesodermale Knospenschicht.

B Längsschnitt durch einen Funiculus von Cristatella (nach Braem).

bm „Bildungsmasse" und *cg* „cystigene Parthie" der Statoblastenanlage *st*. *e* Ectoderm, *ec* ectodermale Innenschicht des Funiculus, *m* mesodermale Aussenmasse des Funiculus.

von der Mündungsstelle des Polypids ab und kann schliesslich bis an die basale Fläche des Cystids gelangen.

Der Funiculus war — wie wir gesehen haben — seiner ersten Entstehung nach ein rein mesodermales Gebilde. Sehr bald jedoch wuchert ein Zapfen proliferationsfähiger Ectodermzellen (Fig. 711 *B*, *ec*) von der Cystidwand aus in das Innere des Funiculus, wodurch derselbe zu einem zweischichtigen, aus Ectoderm und Mesoderm bestehenden Gebilde wird. An dem unteren Ende dieses einwuchernden Zapfens kommt die erste Statoblasten-Anlage zur Ausbildung, indem sich eine Gruppe von Ectodermzellen (*cg*) absondert, welche sich bald um einen in ihrem Inneren befindlichen Hohlraum blasenähnlich anordnen. Diesen Theil der Statoblastenanlage hat Nitsche als „cystigene Hälfte" bezeichnet, weil von ihr die Cyste der Statoblasten gebildet wird. Eine zweite Parthie der Statoblastenanlage, die sog. „Bildungsmasse" (*bm*), entsteht durch Wucherung von der äusseren mesodermalen Schicht des Funiculus. Sie repräsentirt die Anlage der mit Nahrungsdotterkügelchen erfüllten mesodermalen Innenmasse der Statoblasten, während die „cystigene Hälfte" nicht bloss die zur Abscheidung der Cyste zur Verwendung kommende Zellschicht, sondern auch — wie Reinhard nachwies — die Ectodermschicht des Statoblasten-Keimes liefert (vgl. Fig. 712 *A*, *a* und *b*).

Nach Davenport (No. 46 a) soll die erste Entstehung des Funiculus weniger auf eine Abfaltung, als auf eine active, selbstständige Wanderung der entsprechenden Mesodermzellen zurückzuführen sein. Hinsichtlich der inneren Schicht des Funiculus macht Kraepelin (No. 50) die Angabe, dass dieselbe nicht von der Cystidwand, sondern an dem entgegengesetzten Ende des Funiculus von der Darmschicht aus einwuchere. Wenn wir an den Angaben Braem's, denen wir im Obigen gefolgt sind, festhalten, so tritt die principielle Uebereinstimmung der Anlage des Funiculus mit einer Polypidknospe auf das Deutlichste hervor, so dass wir berechtigt sind, die Statoblastenbildung als innere Knospenbildung aufzufassen. Eine ältere, von Verworn (No. 57) vertretene Auffassung führte die cystigene Hälfte und die Bildungsmasse auf eine einzige Zelle zurück, von welcher sie durch einen Furchungsprocess sich herleiten sollten. Verworn war dementsprechend geneigt, in den Statoblasten parthenogenetisch zur Entwicklung kommende Wintereier zu erblicken.

Die weitere Entwicklung der Statoblasten geht in der Weise vor sich, dass die „Bildungsmasse" (Fig. 712 *b*) von der blasenförmigen „cystigenen Hälfte" (*a*) vollständig umwachsen wird. Jener Punkt, an welchem diese Umwachsung zuletzt zu Stande kommt (*p*) und wo daher längere Zeit eine Oeffnung zu bemerken ist, entspricht dem Mittelpunkt der meist etwas convexeren, unteren Fläche des linsenförmigen Statoblasten. Die „Bildungsmasse" wird durch diese Umwachsung von zwei Blättern der cystigenen Hälfte (*a'* und *a''*) umhüllt. Von diesen entspricht das innere (*a''*) dem Ectoderm des Statoblasten, während das äussere (*a'*) die Bildung der Statoblasten-Schale (*c*) übernimmt. Zunächst scheiden die Zellen dieses äusseren Blattes an ihrer Innenseite, also dem Ectoderm des Statoblasten anliegend, eine cuticulare Cyste (*c*) ab, welche den Statoblasten rings umhüllt. Frühzeitig tritt in der Substanz dieser Cyste, entsprechend dem Aequator des Statoblasten, eine Spaltungs- oder Demarcationslinie auf, durch welche die Theilung der Cyste in jene beiden uhrglasförmigen Hälften angedeutet wird, in welche die Schale bei dem Ausschlüpfen der jungen Colonie zerfällt. Nach Abscheidung dieser Chitinhülle erheben sich die randständigen Zellen der chitinabscheidenden Schicht zur Bil-

dung einer nach aussen im Umkreis des Statoblasten vorwachsenden Falte. Diese Zellen bilden nun den Schwimmring, indem sie sich ringsum an ihrer ganzen Oberfläche mit Chitinmasse bedecken. Der im Innern dieser Chitinzellen zurückbleibende Protoplasmakörper verschwindet sodann vollständig. Nach vollendeter Bildung des Schwimmringes wird derselbe von der centralen, oberen und unteren Zellenkappe der chitinabscheidenden Schicht überwachsen, und von dieser Lage geht dann die Abscheidung einer äusseren, umhüllenden Chitinlage aus.

Bei Cristatella ist der Aequator des zur Entwicklung kommenden Statoblasten zur Längsrichtung des Funiculus quer gestellt. Bei Plumatella dagegen liegt er in dessen Längsrichtung. Es erklärt sich durch dies

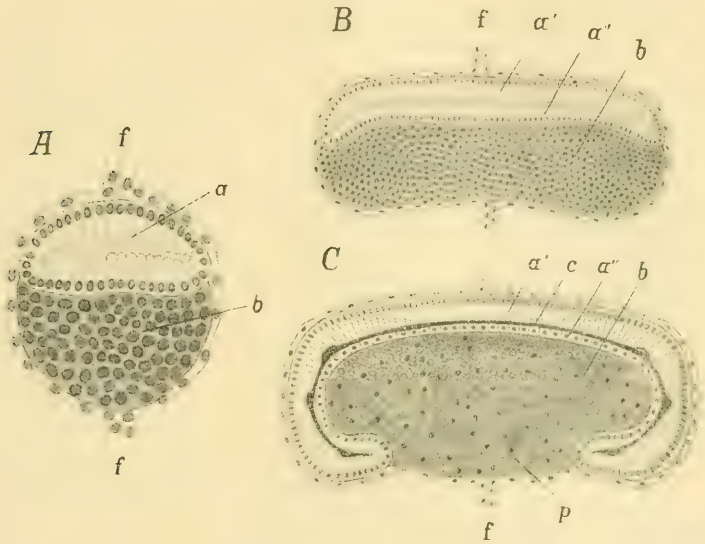


Fig. 712. Drei Entwicklungsstadien der Statoblasten von Cristatella (nach Verworn).

a cystigene Hälfte, *a'* äussere Schicht, *a''* innere Schicht der cystigenen Hälfte, *b* Bildungsmasse, *c* cuticulare Hülle, *p* Stelle des bei der Umwachsung sich bildenden Porus, *f* Funiculus.

Verhalten die längliche Form der Plumatella-Statoblasten. Die complicirtesten Verhältnisse des Schwimmringes weist Cristatella auf. Es muss diesbezüglich auf die Schilderung von Verworn und Braem verwiesen werden.

Der eigentliche Keimkörper besteht aus der Ectodermschicht (Fig. 712 *C*, *a''*) und aus der von dieser umhüllten Bildungsmasse (*b*). In dem Maasse, in welchem die Zellen dieser letzteren sich mit Nahrungsdotterkügelchen erfüllen, gehen die Zellgrenzen zwischen denselben verloren. Aber nicht alle Zellen der Bildungsmasse erfahren diese Umwandlung. Einige derselben, welche der Ectodermschicht dicht anliegen, bleiben unverändert. Es scheint, dass diese Zellen, welche Braem besonders reichlich bei Cristatella vorfand, wo sie häufig eine förmliche zweite Epithelschicht bilden, für die Entwicklung der Mesodermschicht (Fig. 713 *A*, *m*) der jungen Colonie von Wichtigkeit sind.

Die vollkommen entwickelten Statoblasten, welche nach Zerstörung der mütterlichen Colonie frei werden, sind nicht sofort keimungsfähig.

Die Fähigkeit zu weiterer Entwicklung tritt in der Regel erst nach dem Einfrieren oder nach längerer Ruhe unter Luftabschluss ein (Braem). Höhere Temperaturen und Zutritt von Luft regen die keimfähig gewordenen Statoblasten zu weiterer Entwicklung an.

Die erste Entwicklungserscheinung besteht in einer Umwandlung der Zellen der dotterhaltigen Innenmasse. Von diesen nehmen die Zellen der oberflächlichen Schicht das Ansehen gewöhnlicher Embryonalzellen an und legen sich dem Ectoderm (Fig. 713 *ec*) an, indem sie die obenerwähnte Schicht mesodermaler Elemente (*m*) unter dem Ectoderm vermehren. Die genannte Schicht wird auf diese Weise bald zu einem continuirlichen Epithel. Die erste Anlage des primären Polypids besteht in einer rundlichen Ectodermverdickung (Keimscheibe Fig. 713 *A*, *p*) welche in der Mitte der beim Schwimmen nach unten gekehrten, convexeren Seite des Statoblasten zur Entwicklung kommt, also an jener Stelle, an welcher die Umwachsung durch die cystigene Hälfte zum Abschlusse kam (Fig. 712 *C*, *p*). Die Keimscheibe, zu welcher wir auch die untere mesodermale Lage der betreffenden Parthie zu rechnen haben, stülpt sich nun in das Innere des Statoblasten ein, indem eine zunächst auftretende Ringfurche das Einsinken der mittleren Parthie der Keimscheibe vermittelt. Indem die Oeffnung der so entstandenen Einstülpung zum Verschlusse kommt, ist dadurch die Polypidanlage in Gestalt eines zweischichtigen Säckchens gegeben, dessen weitere Entwicklung vollständig nach dem oben (pag. 1210) geschilderten Typus der Polypidentwicklung abläuft (Fig. 713 *B*). Der einzige, sich hier ergebende Unterschied besteht darin, dass die Leibeshöhle und alle Derivate derselben (Lophophorhöhle, Ringkanal etc.) ursprünglich vollständig mit Nahrungsdottermasse (*d*) erfüllt sind, welche erst allmählich in Folge der bei der weiteren Entwicklung sich vollziehenden Resorption verschwindet.

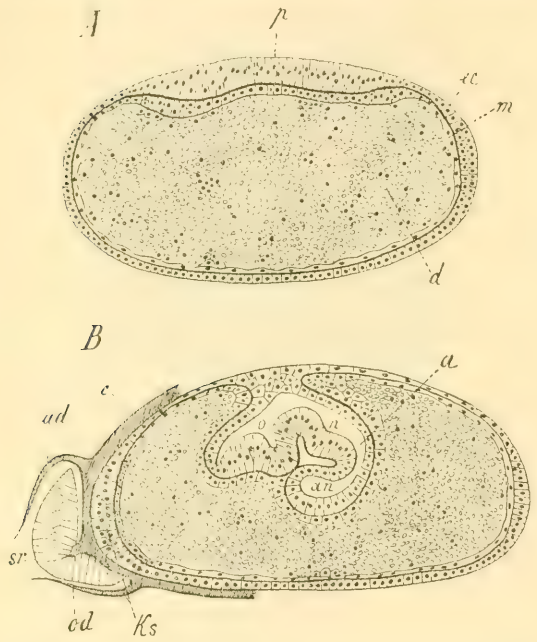


Fig. 713. Zwei Entwicklungsstadien des keimenden Statoblasten von Cristatella mucedo (nach Braem).

A An der unteren (in der Zeichnung nach oben gewendeten) Seite des Statoblasten ist die Polypidanlage (*p*) in Form einer Keimscheibe zu erkennen.

B Die Polypidanlage ist weiter entwickelt.

a After, *an* Darmanlage, *c* cuticulare Schale (Discus), *d* Dottersubstanz mit Kernen, *ec* Ectoderm, *ks* Knospungszone der später auftretenden Polypide, *m* Mesodermschicht, *n* Ganglioneinstülpung, *o* Oesophagusanlage, *p* Keimscheibe, *od* obere Dornen, *sr* Schwimmring, *ud* untere Dornen.

Schon in früheren Stadien erkennen wir die Anlagen der später zur Entwicklung kommenden Knospen in einer Epithelverdickung (Fig. 713 *B, ks*) am Rande des Statoblasten (entsprechend der Oralseite des Primärpolypids), von welcher durch Einstülpung zunächst die zweite und dritte Polypidanlage gebildet werden. Diese stehen demnach von ihrem ersten Ursprunge an in keinem directen Zusammenhange mit der Keimscheibe. In ähnlicher Weise haben wir in dem Embryo von Plumatella nach Davenport die Anlage des zweiten Polypids unabhängig von dem ersten auftreten sehen. Dagegen entspringen die später zur Entwicklung kommenden Knospen sämmtlich im Anschlusse an eine ältere Polypidanlage, wie wir dies oben für den Typus der Knospung mit vorauseilendem Polypid geschildert haben.

C. Winterknospen (Hibernacula).

Bei den im Süsswasser vorkommenden Gymnolämen, Victorella und Paludicella, kommen keine Statoblasten zur Entwicklung. Bei Paludicella erhalten sich nach dem Absterben der Colonie vereinzelte Individuen (Cystide mit bereits angelegtem Polypid) in encystirtem Zustande. Man hat diese zurückbleibenden Individuen, welche von einer mächtigen, stark verkalkten Chitinhülle (Ectocyste) umschlossen sind, als Winterknospen (Hibernacula, Van Beneden) bezeichnet. Im Frühjahr wird die Hülle gesprengt, und die aus derselben hervortretenden, mit zarter Chitinhülle bedeckten Individuen werden zum Ausgangspunkt einer neuen Coloniebildung. Die Winterknospen sind hier nur ruhende Zustände der ausgebildeten Form. Ihre Entwicklung im Frühjahr reducirt sich im Wesentlichen auf einen Häutungsprocess.

In ähnlicher Weise erhalten sich von Victorella im Winter nur verkürzte Stolonen mit dichtgedrängten, knollenförmigen Anlagen von Individuen, aus denen im Frühjahre die ersten Cylinderzellen der Colonie entwickelt werden (Kraepelin).

VI. Regeneration.

Es ist eine seit Langem bekannte Thatsache, dass bei den marinen Gymnolämen die Polypide in den älteren Individuen einer Colonie regelmässig rückgebildet werden. Das Cystid bleibt von diesen Rückbildungsvorgängen unberührt. Die Reste des rückgebildeten Polypids finden sich in der Leibeshöhle als sog. „braune Körper“ durch Stränge des Funiculargewebes suspendirt. Die Regeneration des Polypids geht von der Cystidwand aus, und findet bei den Chilostomen [nach Ostroumoff und Davenport (No. 11)] in den meisten Fällen an dem Operculum statt. Neuerdings hat Harmer (No. 16) beobachtet, dass die erste Anlage des Polypids paarig an den Seitenwänden des Operculums auftritt und erst später zu einer unpaaren Einstülpung sich vereinigt. Hierdurch erklären sich die abnormen Fälle, in denen durch Regeneration zwei Polypide in einem Cystid gebildet werden. Aus der daselbst entstandenen Einstülpung der beiden Schichten der Leibeswand geht unter den oben geschilderten Entwicklungsvorgängen ein neues Polypid hervor. Man wusste schon seit Langem, dass bei diesen Regenerationsprocessen die Magenwand des neugebildeten Polypids sich dicht an den braunen Körper anlegt. Nach Haddon sollte der letztere sogar durch die Magenwand in

den Darm des neugebildeten Polypids hineinrücken, und Ostroumoff glaubte, dass bei diesem Vorgange entodermale Elemente aus dem braunen Körper in die Magenwand des Polypids übertreten, um an der Ausbildung der letzteren Theil zu nehmen (vgl. pag. 1215). Für diese Angaben haben jedoch die neueren Untersuchungen Davenport's keine Bestätigung beibringen können. Dagegen scheint nach den Angaben von Harmer bei Flustra thatsächlich der braune Körper in das Innere des neugebildeten Darmkanals aufgenommen zu werden, während dies bei Bugula nicht der Fall sein soll.

Ueber die Bedeutung der erwähnten Regenerationsvorgänge, welche an das Abwerfen und die Regeneration der Köpfchen bei Phoronis, Pedicellina und den Tubularien erinnern, und denen ähnliche Processe bei den Tunicaten an die Seite zu stellen sind, fehlt uns noch jede Erklärung. Zu erwähnen sei die Ansicht Ostroumoff's, dass mit der Aufnahme des braunen Körpers in den Darmkanal gewisse Excrete dahin gelangen, welche später mit den Resten des braunen Körpers durch die Afteröffnung nach aussen gelangen. Die Beobachtungen Harmer's scheinen diese Ansicht zum Theil zu stützen.

VII. Allgemeines.

Die neueren anatomischen Untersuchungen, besonders die von Caldwell und Cori, haben eine sehr auffallende Uebereinstimmung im Bau von Phoronis und den ectoprocten Bryozoen ergeben. Besonders die phylactolämen Broyzoen (Fig. 714) erinnern durch die Gestalt des hufeisenförmigen Lophophors, durch das Vorhandensein des Epistoms (*ep*), durch die gleichartige Entwicklung der Leibeshöhlenverhältnisse (Besitz eines Diaphragmas, welches die Lophophorhöhle (*lh*) von der übrigen Leibeshöhle trennt, und in welches die Nephridialtrichter[1]) eingesenkt sind, und einer von der Lophophorhöhle getrennten (?) Epistomhöhle) sehr an die für Phoronis bekannt gewordenen Verhältnisse (vgl. Fig. 691 pag. 1185). Es wird durch die Erkenntniss dieser Beziehungen ein neues Licht auf die Bryozoen geworfen. Wir erkennen hieraus, dass die Phylactolämen weitaus den ursprünglichsten Typus repräsentiren, während die Gymnolämen in Hinsicht auf die Gliederung des Lophophors eine Vereinfachung erfahren haben und auch hinsichtlich der Leibeshöhlenverhältnisse eine Rückbildung aufweisen.

Andererseits wird durch Vermittlung von Phoronis auch die merkwürdige Gestaltung der Bryozoenlarven einigermaassen verständlich und die Zurückführung der Bryozoenlarven auf den Trochophoratypus erleichtert. Der Vergleich zwischen Bryozoenlarven und der Actinotrocha

[1]) Hinsichtlich des Vorhandenseins von Nephridien bei den Ectoprocten sind die Untersuchungen bisher noch nicht vollständig abgeschlossen. Die Nephridien der Phylactolämen (vgl. unser Schema Fig. 714 *n*), von Verworn zuerst gesehen und später von Cori (No. 46) ausführlicher beschrieben, werden neuerdings von Braem und Kraepelin in Abrede gestellt. Braem bezieht die betreffenden Bildungen auf seinen „Gabelkanal" (vgl. pag. 1213). Es ist jedoch nicht unmöglich, dass beide Bildungen neben einander existiren. Dagegen werden Cori's Angaben von Blochmann (Litterat. der Brachiop. No. 4) bestätigt.

Bei den Gymnolämen konnte Harmer (No. 16) sich nicht von dem Vorhandensein besonderer Excretionsorgane überzeugen. Man möchte wohl geneigt sein, das bei einigen Formen von Farre, Smitt, Hincks und neuerdings von Prouho (No. 28 a) beobachtete Intertentacularorgan als Nephridium aufzufassen (vgl. oben pag. 1188).

ist in neuerer Zeit hauptsächlich durch Harmer (Litt. der Entoprocten No. 4) und Ostroumoff (No. 24) durchgeführt worden.

Bei Betrachtung der Bryozoenlarven werden wir die Formen mit erhaltenem Larvendarm, als die ursprünglichsten, zunächst ins Auge zu fassen haben. Während unter diesen Cyphonautes durch den Besitz der Schalenklappen und des Atriums (wie aus der Ontogenie von Flustrella hervorzugehen scheint) secundär abgeänderte Verhältnisse aufweist, bieten uns die Larven von Tendra und Alcyonidium die besten Anhaltspunkte zum Vergleich mit Larven anderer Thiergruppen dar. Die auffallendste Bildung der Larve ist die mächtige äquatoriale, als Bewegungsorgan dienende Corona. Man wäre wohl versucht, in derselben das Homologon des präoralen Wimperkranzes der Trochophora zu erblicken, wenn sich nicht aus dem Umstande, dass die ringförmige Mantelhöhle, welche den grössten Theil der Leibeswand zu bilden berufen ist, vor dieser Corona liegt, eine gewisse Schwierigkeit für diese Homologisirung ergäbe. Auf jeden Fall leitet uns der Vergleich mit Actinotrocha dahin, mit Rücksicht auf die gleichen Lageverhältnisse in dem retractilen Scheibenorgan das Aequivalent der Scheitelplatte zu erblicken. Diese Auffassung, mit welcher die Verwendung dieses Organs als larvales Tastorgan in Uebereinstimmung steht, würde durch die oben erwähnten (pag. 1194) Befunde Harmer's und Prouho's eine Stütze gewinnen. Beide konnten beobachten, dass das larvale Gehirn mit dem retractilen Scheibenorgan in Zusammenhang stehe, und Prouho konnte hinzufügen, dass letzteres Organ während der Metamorphose eine ähnliche Rückbildung erleide, wie alle übrigen Larvenorgane (pag. 1198).

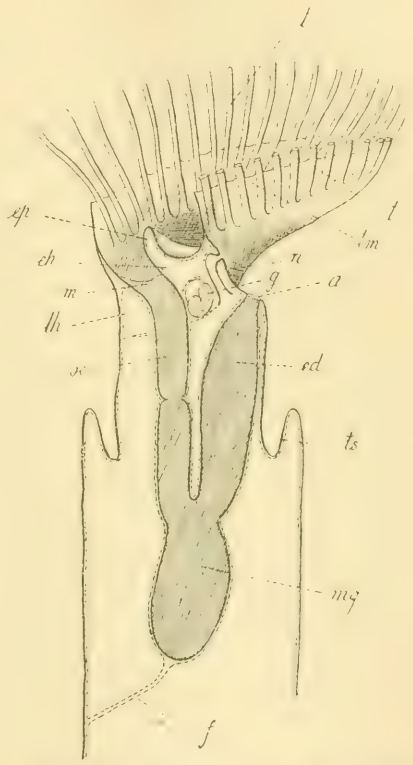


Fig. 714. Schematischer Medianschnitt durch eine phylactoläme Bryozoe (im Anschlusse an Cori). Zum Vergleiche mit dem Schema von Phoronis Fig. 691, pag. 1185 und Terebratella Fig. 727, pag. 1246.

a After, *ed* Enddarm, *eh* Epistomhöhle, *ep* Epistom, *f* Funiculus, *g* Ganglion, *lh* Lophophorhöhle (an dieser Stelle als Ringkanal bezeichnet), *m* Mund, *mg* Magen, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *t* Tentakel, *tm* Tentacularmembran, *ts* Tentakelscheide.

Von den an der Oralseite gelegenen Larvenorganen ist der sog. Saugnapf offenbar das Homologon der zwischen Mund und After an der ventralen Seite der Actinotrocha gelegenen Einstülpung (vgl. Fig. 690 *C. iv*, pag. 1183)[1].

[1]) Mit Rücksicht auf die Lagebeziehungen zeigt dieses Organ grosse Aehnlichkeit mit der Anlage des Fusses bei den Molluskenlarven, mit welcher es auch verschiedentlich homologisirt worden ist.

Auch bei den Bryozoen geht während der Metamorphose aus dieser Einstülpung ein Theil der Leibeswand, hier allerdings nur die völlig basal gelegene Adhäsivplatte hervor. Die als Ectodermalfurche und birnförmiges Organ bezeichnete Bildung dagegen würde ein den Bryozoenlarven specifisch zukommendes provisorisches Organ sein, für das wir kein Homologon bei der Actinotrocha oder bei den Trochophorastadien anderer Gruppen ausfindig machen können.

Im Allgemeinen würden wir demnach vielleicht in den Ectoproctenlarven ein etwas modificirtes Trochophora-Stadium erkennen dürfen, welches sich durch den Besitz der Saugnapfbildung an die Actinotrocha anschliesst. Neuerdings ergeben sich jedoch aus der Entwicklungsgeschichte der Phylactolämen Schwierigkeiten für eine derartige Auffassung. Während wir in Uebereinstimmung mit den meisten Autoren annehmen mussten, dass bei den Gymnolämenlarven das retractile Scheibenorgan der aboralen Region angehört, soll nach den übereinstimmenden Angaben der neueren Untersucher bei den Phylactolämen die Stelle, an welcher die Polypidanlagen auftreten (und welche dem retractilen Scheibenorgan entspricht) die Lage des verschwundenen Blastoporus einnehmen. Wir sind im gegebenen Augenblicke nicht im Stande, diese Schwierigkeiten, welche in dem ungenügenden Zustand unserer Kenntnisse der Bryozoen-Entwicklung wurzeln, einer befriedigenden Lösung entgegenzuführen und müssen weitere Untersuchungen abwarten.

Die Metamorphose beginnt bei den Bryozoen, ähnlich wie bei Phoronis, mit der Ausstülpung des saugnapfartigen Gebildes. Es erfolgt hierauf die Festheftung und eine umfangreiche Zerstörung der larvalen Organe. Während bei Phoronis nur verhältnissmässig wenige Larvenorgane abgeworfen und durch Bildungen definitiver Natur ersetzt wurden (Präorallappen, Tentakelkranz, circumanaler Wimperkranz), fällt hier der Darmkanal und die ganze Körperwand der Larve der Degeneration anheim. Letztere wird nicht einfach abgeworfen (wie die provisorischen Organe bei Phoronis), sondern durch einen Einstülpungsprocess in das Innere des Körpers versenkt (Bildung des sog. Vestibulums), um hier durch Zerfall in einen sog. braunen Körper umgewandelt zu werden. Dies Schicksal der Degeneration theilen mit der Larvenhaut alle in derselben gelegenen provisorischen Organe: die Corona, die Ectodermalfurche und (nach Prouho) das retractile Scheibenorgan.

Es wird durch diese Umwandlungen ein rings geschlossenes mehr oder weniger sackförmiges, festsitzendes Stadium erreicht, welches an seiner Oberfläche bereits die definitive Haut (das Ectoderm) des primären Zoöciums aufweist. Im Inneren finden wir Reste des ursprünglichen Füllgewebes und den obenerwähnten, durch Degeneration der Larvenorgane gebildeten, braunen Körper. Ein auf dieser Entwicklungsstufe stehendes Primärzoöcium erinnert ungemein an jene Individuen der Bryozoencolonie, in denen — wie das häufig vorkommt — das Polypid einem Rückbildungsprocess anheimgefallen ist. Auch diese bestehen nur mehr aus dem rings geschlossenen Cystid und weisen in ihrem Innern ausser Strängen des Funiculargewebes einen durch Degeneration des früheren Polypids entstandenen braunen Körper auf.

In der soeben festgesetzten Bryozoenlarve entsteht nun das neugebildete Polypid sehr frühzeitig, während die Auflösung der Larvenorgane noch im Vollzug ist. Wir finden die Anlage desselben am oberen oder distalen Pole des Primärzoöciums, hervorgegangen — wie man bisher

glaubte — durch Einstülpung des retractilen Scheibenorgans, nach Prouho dagegen nicht direct aus diesem, sondern aus einer an der Stelle desselben auftretenden Neubildung, über deren erste Entstehung nichts Genaueres bekannt geworden ist. Wir haben oben gesehen (pag. 1210), wie die weitere Entwicklung dieses Polypids im Primärzoöcium nach genau demselben Typus abläuft, wie die Regeneration der Polypide in jenen Individuen der Colonie, in denen ein früher vorhandenes Polypid zurückgebildet worden ist.

In beiden Fällen bleibt — wie uns scheint — die Continuität des Individuums durch das zurückbleibende Cystid erhalten. Wir werden deshalb auch die Entstehung des Primärzoöciums aus der Larve nur als Metamorphose aufzufassen haben und in dem neugebildeten Polypid nur einen Theil desselben Individuums erblicken können, welches durch die Larve repräsentirt war. Es ist, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, an der festgehefteten Larve der Kopfabschnitt regenerirt worden. Es wäre theoretisch unrichtig, in der Entstehung des Polypids im Primärzoöcium die Knospung eines neuen Individuums erblicken zu wollen. Wir werden hierbei im Auge behalten müssen, dass auch an der Phoronislarve die Organe des Kopfabschnittes vor Allem es sind, welche während der Metamorphose abgeworfen und regenerirt werden.

Immerhin ist die Metamorphose der Ectoprocten mit einer so tiefgreifenden Zerstörung der Larvenorgane verbunden, dass es nicht möglich ist, einen directen Vergleich zwischen den Lagerungsverhältnissen der Organe in der Larve und denen des ausgebildeten Thieres herzustellen. Hier findet sich eine Lücke, welche durch Betrachtung der Metamorphose von Phoronis ausgefüllt wird. Wir werden demnach auch für die ausgebildeten Individuen der Bryozoen annehmen dürfen, dass die kurze, zwischen Mund- und Afteröffnung gelegene Linie die dorsale Mittellinie ist, und dass das daselbst gelegene Ganglion das aus der Scheitelplatte hervorgegangene Supraösophagealganglion repräsentirt.

Wir haben noch einige Bemerkungen über die Bryozoenlarven im Allgemeinen beizubringen. Ein Vergleich mit der Actinotrocha ist hier besonders belehrend. Die Actinotrocha kommt als wenig entwickeltes Thierchen aus dem Ei; sie nimmt Nahrung auf, wächst bedeutend heran und entwickelt während des Larvenlebens manche wichtige Organanlage (ähnlich verhält sich auch Cyphonautes). Actinotrocha dient demnach wichtigen Wachsthums- und Entwicklungsvorgängen und gleichzeitig der Function des Aufsuchens eines geeigneten Festsetzungspunktes und der Ausstreuung der Individuen über ein grösseres Terrain. Die Schwärmstadien der meisten Bryozoen dagegen dienen fast ausschliesslich der letzteren Function. Sie nehmen keine Nahrung zu sich; dementsprechend ist der Darmkanal rückgebildet. Sie haben die alleinige Aufgabe, einen geeigneten Festheftungspunkt zu suchen, und sind zu diesem Zwecke mit mächtig entwickelten locomotorischen Apparaten und Sinnesorganen versehen. Behufs einer möglichsten Erleichterung der Bewegung sind die Anlagen der später zur Entwicklung kommenden Körpertheile nur in eingestülptem Zustande vorhanden (Pallealhöhle, Saugnapf). Ueberdies weisen die inneren Organe überhaupt eine möglichst compendiöse Art der Verpackung auf. Es wird uns daher der Mangel des Cöloms in der Larve nicht in Erstaunen versetzen, obgleich wir nach dem Vergleich mit der Actinotrocha das Vorhandensein eines solchen erwarten dürften. Das Cölom ist auch bei den ausgebildeten Formen der marinen Ectoprocten in gewisser Hinsicht rückgebildet (Mangel eines

Peritonealepithels); die Ursache für die excessive Rückbildung desselben in der Larve ist aber in den oben erwähnten Verhältnissen zu suchen. Eine ähnliche compendiöse Verpackung des Innern weist beispielsweise die Planulalarve der Cnidarier auf.

Wenn wir nach dem Gesagten die Larve der Phylactolämen ins Auge fassen, so finden wir im Innern derselben eine grosse centrale Höhle, welche wir mit Rücksicht auf die spätere Entwicklung als Cölom in Anspruch nehmen müssen. In dieser Hinsicht würde demnach der Embryo der Phylactolämen an ursprünglichere Verhältnisse erinnern. Doch dürfen wir nicht vergessen, dass derselbe im Uebrigen die weitgehendsten Rückbildungen durchgemacht hat. Die Entwicklung einer grossen centralen Höhle im Innern der bewimperten Larve mag mit dem Aufenthalt in einem specifisch leichteren Medium (Süsswasser) in Zusammenhang stehen. Wenigstens sehen wir, z. B. dass die Spongillalarve sich vor ähnlichen Spongienlarven durch den Besitz eines grossen Hohlraumes auszeichnet.

Litteratur.

Ueber Cyphonautes.

Ausser den Angaben von Ehrenberg, Joh. Müller, Semper, Allman, J. Barrois und H. Prouho (No. 28 und 28b) vgl.:

1. **Claparède, E.** *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste der Normandie. Leipzig 1863.*
2. **Hatschek, B.** *Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877. pag. 533 ff.*
3. **Ostroumoff, A.** *Note sur la métamorphose du Cyphonautes. Zool. Anz. 8. Jg. 1885. Vgl. auch unten No. 26.*
4. **Repiachoff, W.** *Bemerkungen über Cyphonautes. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*
5. **Schneider, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen. Arch. f. Micr. Anat. 5. Bd. 1869.*

Gymnolaemata.

6. **Barrois, J.** *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. Lille 1877.*
7. **Barrois, J.** *Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires. Ann. des Sc. Nat. 6. Serie. Tom. 9. 1879—1880.*
8. **Barrois, J.** *Embryogénie des Bryozoaires. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Tom. 18. 1882.*
9. **Barrois, J.** *Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. Nat. 7. Ser. Tom. 1. 1886.*
10. **Claparède, E.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
11. **Davenport, C. B.** *Observations on Budding in Paludicella. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 22. 1891.*

11a. **Ehlers, E.** *Hypophorella expansa etc. Abh. K. Ges. Wiss. Göttingen. 21. Bd. 1876.*

12. **Haddon, A. C.** *On Budding in Polyzoa. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 23. 1883.*
13. **Harmer, S. F.** *Sur l'embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. Zool. Expér. (2) Tom. 5. 1887.*
14. **Harmer, S. F.** *On the Regeneration of lost Parts in Polyzoa. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 60. Meeting at Leeds in Sept. 1890. London 1891.*

15. **Harmer, S. F.** *Origin of Embryos in Ovicells of Cyclostomatous Polyzoa. Proc. Cambr. Philos. Soc. Vol. 7. Abgedruckt in: Journ. R. Micr. Soc. London 1891.*

16. **Harmer, S. F.** *On the Nature of the Excretory Processes in Marine Polyzoa Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 33. 1892.*

17. **Joliet, L.** *Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. Arch. Zool. Expér. Tom. 6. 1877.*

18. **Joliet, L.** *Recherches sur la blastogénèse. Arch. Zool. Expér. (2) Tom. 4. 1886.*

19. **Metschnikoff, E.** *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. Götting. Nachr. 1869.*

20. **Metschnikoff, E.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederer Thiere. 5. Seebryozoen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg. Tom. 15. 1871.*

21. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryologische Studien 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

22. **Nitsche, H.** *Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte einiger chilostomen Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

23. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

24. **Ostroumoff, A.** *Extrait de l'œuvre sur la Morphologie des Bryozoaires marines. Zool. Anz. 8. Jg. 1885.*

25. **Ostroumoff, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1886—1887.*

26. **Ostroumoff, A.** *Contributions à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires. Arch. Slav. de Biolog. Tom. 1 u. Tom. 2. 1886.*

27. **Pergens, Ed.** *Untersuchungen an Seebryozoen. Zool. Anz. No. 317 und 318. 12. Jg. 1889.*

28. **Prouho, H.** *Recherches sur la larve de la Frustrella hispida (Gray), structure et métamorphose. Arch. de Zool. Expér. (2) Vol. 8. 1890. Vorl. Mittheilung hierzu in: Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tom. 108. 1889.*

28 a. **Prouho, H.** *Sur la reproduction de quelques Bryozoaires cténostomes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tom. 109. 1889.*

28 b. **Prouho, H.** *Sur trois cas de développement libre observés chez les Bryozoaires ectoproctes. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 112. 1891.*

29. **Repiachoff, W.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Tendra zostericola. Zeitschr. für Wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*

30. **Repiachoff, W.** *Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*

31. **Repiachoff, W.** *Zur Kenntniss der Bryozoen. Zool. Anz. 1. Jg. 1878.*

32. **Repiachoff, W.** *Ueber die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge von Tendra zostericola. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

33. **Repiachoff, W.** *Embryologie der Tendra. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*

34. **Repiachoff, W.** *Embryologie der Bowerbankia. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*

35. **Repiachoff, W.** *Zur Kenntniss der Bowerbankia-Larven. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

36. **Repiachoff, W.** *Zur Morphologie der Bryozoen. Schriften der Neurussischen Naturforscher-Gesellschaft. Odessa. 6. Bd. 1880. (Russisch.)*

37. **Salensky, M.** *Untersuchungen an Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

37 a. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. für Wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*

38. **Smitt, J. A.** *Om Hafs-Bryozoernas utveckling och fettkroppar. Öfversigt of kongl. Vetenskabs Akademiens Förhandlingar. 22. Jahrg. Stockholm 1865.*

39. **Vigelius, W. J.** *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mittheil. a. d. Zool. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Vigelius, W. J.** *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 8. Bd. 1888.*

Phylactolaemata.

Vgl. Barrois No. 9, Hatschek No. 2 und Metschnikoff No. 20.

41. **Allman, G. J.** *Monograph of the fresh water Polyzoa. Ray Society. London. 1856.*

42. **Allman, G. J.** *On the structure and development of the Phylactolæmatous Polyzoa. Journ. Linn. Soc. Vol. 14. 1879.*

43. **Braem, F.** *Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Zool. Anz. 11. Jg. 1888. No. 288 und 289.*

44. **Braem, F.** *Ueber die Statoblastenbildung bei Plumatella. Zool. Anz. 12. Jg. 1889.*

45. **Braem, F.** *Die Entwicklung der Bryozoencolonie im keimenden Statoblasten. Zool. Anz. 12. Jg. 1889.*

45a. **Braem, F.** *Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Biblioth. Zoolog. 6. Heft. 1890.*

45b. **Braem, F.** *Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anz. 15. Jg. 1892. Vgl. auch: Ein Wort über H. Prof. Kraepelin etc. Cassel 1893.*

46. **Cori, C. J.** *Ueber Nierenkanälchen bei Bryozoen. Separatabdruck aus „Lotos" (Prag). 1891. Neue Folge. 11. Bd.*

46a. **Davenport, C. B.** *Cristatella: the Origin and Development of the Individual in the Colony. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 20. 1891.*

46b. **Davenport, C. B.** *The Germ-layers in Bryozoan buds. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

46c. **Demade, P.** *Le statoblaste des Phylactolémates in: la Cellule. 8. Bd. 1892. Erst nach Abschluss unseres Manuscripts erschienen; konnte daher nicht mehr berücksichtigt werden.*

47. **Hyatt, A.** *Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolæmata, Communications Essex Institute Vol. 4. p. 228, Vol. 5. p. 97—112, 145—160, 193—232. 1865—1866.*

47a. **Jullien, J.** *Observations sur la Cristatella mucedo. Mém. Soc. Zool. France pour l'année 1890. Tom. 3. 1889.*

48. **Korotneff, A.** *Zur Entwicklung der Alcyonella fungosa. Zool. Anz. 10. Jg. 1887.*

48a. **Korotneff, A.** *Sur la question du développement des Bryozoaires d'eau douce. Mém. Soc. Natural. Kiew. Tom. 10. 1890. (Russisch, Tafelerklärung deutsch.)*

49. **Kraepelin, K.** *Ueber die Phylogenie und Ontogenie der Süsswasserbryozoen. Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin 1886. Biol. Centralblatt. 6. Bd. 1886—1887.*

50. **Kraepelin, K.** *Die deutschen Süsswasserbryozoen. Abhandl. des naturw. Vereins Hamburg. I. Th. 10. Bd. 1887. II. Th. 12. Bd. 1892.*

51. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolämen Süsswasserbryozoen. Arch. für Anat. und Phys. 1868.*

52. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. für Wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*

52a. **Oka, A.** *Observations on fresh-water Polyzoa (Pectinatella gelatinosa n. sp.) Journ. Coll. of Sc. Tokyo. Vol. 4. Part. 1. 1890.*

53. **Ostroumoff, A.** *Einiges über die Metamorphose der Süsswasserbryozoen. Zool. Anz. 9. Jg. 1886.*

54. **Reinhard, W.** *Zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

55. **Reinhard, W.** *Embryologische Untersuchungen an Alcyonella fungosa und Cristatella mucedo. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

56. **Reinhard, W.** *Zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zool. Anz. 4. Jg. 1881.*

57. **Verworn, M.** *Beiträge zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 46. Bd. 1888.*

XXXIII. Capitel.

BRACHIOPODA.

Unsere Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden weist hinsichtlich verschiedener Punkte von allgemeiner Bedeutung noch ziemliche Lücken auf. Besser bekannt sind die anatomischen Verhältnisse der ausgebildeten Formen. Dagegen wird hier die Auffassung der Lagebeziehungen durch die dichtgedrängte Verpackung der Organe zwischen den Schalenklappen einigermaassen erschwert. Letztere war sicherlich Ursache für mannigfache Veränderungen des ursprünglichen Organisations-Typus. Immerhin scheint aus Allem hervorzugehen, dass die Brachiopoden in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den beiden vorerwähnten Gruppen stehen. Diese Ueberzeugung gründet sich auf das Vorhandensein eines tentakeltragenden, ursprünglich hufeisenförmigen Lophophors und einer epistomartigen Hautfalte über dem Munde, sowie auf die übereinstimmenden Verhältnisse der Leibeshöhle und des Nephridialsystems. Auch die charakteristischen pelagischen Larven lassen sich mit denen der Ectoprocten unschwer in Uebereinstimmung bringen. Wir trennen in unserer Schilderung die Testicardines von den Ecardines und beginnen mit der Besprechung der ersteren Gruppe, in welcher eine vollständigere Kenntniss der Ontogenie erreicht ist.

I. Testicardines.

a. Embryonalentwicklung.

Die ersten Entwicklungsstadien dieser Gruppe sind durch Lacaze-Duthiers (No. 10 für Thecidium), Morse (No. 11 und 12 für Terebratulina) und vor Allem durch Kowalevsky (No. 8 für Argiope, Thecidium, Terebratula und Terebratulina) bekannt geworden. Die neueren Untersuchungen Shipley's (No. 16) haben im Wesentlichen eine Bestätigung der Kowalevsky'schen Funde geliefert.

Hinsichtlich der ersten Entwicklungsvorgänge lassen sich die Formen in zwei Gruppen trennen, von denen die eine die Gattungen Argiope, Terebratula und Terebratulina umfasst, während die andere durch Thecidium repräsentirt ist. Doch beziehen sich die Unterschiede der Entwicklungsweise in beiden Gruppen nur auf Momente secundärer Natur

und lassen sich durch die gedrängtere Anordnung der Blastomeren bei Thecidium erklären.

Bei Argiope gelangen die reifen Eier zunächst in die Leibeshöhle, und von hier in die als Oviducte fungirenden Nephridialkanäle. Letztere münden in zwei zu den Seiten des Körpers gelegene Bruttaschen[1]), welche als Einstülpungen der Leibeswand aufzufassen sind, und in denen die Eier ihre erste Entwicklung durchlaufen. Die Embryonen zeigen sich hier durch ein von ihrem Vorderende ausgehendes zartes Filament an die Wand der Bruttasche festgeheftet. Wo die Befruchtung vor sich geht, ist nicht genau ermittelt, doch muss es als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass dieselbe erst nach dem Eintritt des Eies in die Bruttasche sich vollzieht. Die Furchung ist eine totale und nahezu äquale; sie führt zur Ausbildung einer regulären Cöloblastula, auf welche ein durch Invagination zu Stande kommendes Gastrulastadium folgt. Während dieses Stadiums scheint sich schon die Symmetrieebene des Körpers zu markiren. Es scheint, dass jene Stelle, an welcher der Blastoporus sich am spätesten schliesst, der vorderen Parthie der Ventralseite und vielleicht der Stelle der späteren Mundöffnung entspricht (vergl. die ähnlichen Verhältnisse bei Phoronis [pag. 1179]). Während der vollständige Verschluss des Blastoporus sich vollzieht, schnüren sich vom Urdarm durch Abfaltung zwei lateral gelegene Cölomsäcke (Fig. 715 *A*) ab, und zwar vollzieht sich diese Abschnürung in der Weise, dass der letzte Rest der Communication der drei Räume in den vordersten Körperparthien sich erhält. Nur durch diesen Umstand ist ein Unterschied gegenüber der Mesodermabfaltung bei Sagitta (vergl. oben pag. 244) begründet, während im Uebrigen der Process ein ziemlich übereinstimmender ist.

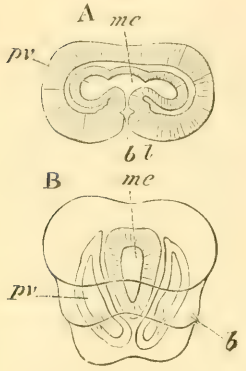


Fig. 715. Zwei Entwicklungsstadien von Argiope (nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch).

A Späteres Gastrulastadium mit Abfaltung der Cölomsäcke *(pv)*.

B Stadium nach Trennung der drei Körperregionen.

b provisorische Borsten, *bl* Blastoporus, *me* Mitteldarm, *pv* Cölomsäcke.

Nach vollendeter Abschnürung dieser Cölomsäcke finden wir in dem sich etwas streckenden Embryo einen allseitig geschlossenen Urdarm (Mitteldarmanlage) und zwei lateral gelagerte Cölomsäcke (Anlage des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle), welche bald nach hinten stärker auswachsen als die Darmanlage (Fig. 715 *B*). Während des ganzen Larvenlebens bleibt der Darmkanal geschlossen und werden die Anlagen der Mund- und Afteröffnung vermisst. Indem die Cölomsäcke den Mitteldarm vollständig umwachsen, legen sich ihre Wandungen in späteren Stadien zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums an einander.

Der Embryo wächst zunächst etwas in die Länge und schnürt sich durch eine auftretende Ringfurche in zwei Parthien ab. Bald darauf theilt sich die vordere Körperparthie durch das Auftreten einer neuen

[1]) Bei gewissen fossilen Formen scheint die gesammte Entwicklung innerhalb dieser Bruttaschen oder wenigstens in der Mantelhöhle des Mutterthieres abgelaufen zu sein. Darauf deutet eine Beobachtung von Suess, welcher im Innern von fossilen Stringocephalen ganz junge Schälchen eingeschlossen fand. (Vgl. Zittel No. 17.)

Ringfurche wieder in zwei Abschnitte, so dass der Körper nun im Ganzen aus drei nicht ganz gleich grossen Abschnitten (Fig. 715 *B*) besteht [1]). Man hat dieselben vielfach als Segmente bezeichnet, doch werden wir sehen, dass dieselben mit wahrer Segmentirung nichts zu thun haben; wir wollen deshalb für dieselben die Ausdrücke Kopf-, Thorax- und Pedalregion einführen. Letztere wurde von Kowalevsky als Caudalsegment bezeichnet. Sie enthält von inneren Organen nur die nach hinten verlängerten Cölomsäcke (Fig. 715 *B*), während der Mitteldarm den beiden vorderen Regionen angehört.

Aus der Kopfregion entwickelt sich später der schirmförmige, mit einem Wimperkranz umgebene Kopfabschnitt der Larve (Fig. 716), an dessen Scheitel wir vier symmetrisch gestellte Augenflecken erkennen, von denen das dorsale Paar zuerst auftritt. An der Thoraxregion macht sich bald eine nach hinten anwachsende Duplicatur (*m*) bemerkbar; dieselbe, anfangs ringförmig und dann in einen dorsalen und ventralen Lappen getheilt, muss als Anlage der beiden Mantellappen gedeutet werden; wir bezeichnen sie als Mantelfalte. An ihrem ventralen Theile treten zwei Paare provisorischer Borstenbündel (*b*) auf. Sie umschliesst in der Larve die Pedalregion beinahe vollständig. Aus letzterer geht der Stiel des ausgewachsenen Thieres hervor.

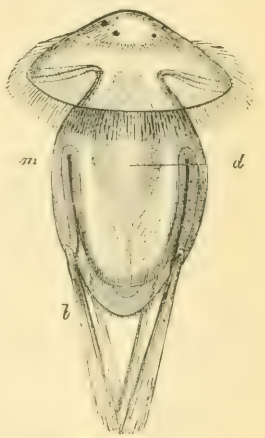


Fig. 716. Freischwärmende Larve von Argiope (nach Kowalevsky, aus Gegenbaur).
b Borsten, *d* Mitteldarm, *m* Mantel.

Die Eier von Thecidium, welche sich durch verhältnissmässige Grösse auszeichnen, gelangen, nachdem sie die Oviducte verlassen haben, in eine als mediane Einstülpung des ventralen Mantellappens sich entwickelnde Bruttasche, in welche zwei Cirren des Tentakelkranzes hineinhängen. An diesen werden die Eier mittelst feiner Filamente befestigt (vgl. Phoronis). Die Furchung ist auch hier eine totale und äquale; doch ist die Furchungshöhle von Anfang an von geringer Ausdehnung. Es erfolgt nun keine Einstülpung des Blastoderms, sondern das zweite embryonale Blatt entsteht „durch einfache und ungleichmässige Abscheidung seiner Zellen von den Zellen des Blastoderms", also wahrscheinlich auf dem Wege der polaren Einwucherung. Bald ist die ganze Furchungshöhle von Zellen des primären Entoderms erfüllt. Diese ordnen sich in drei Zellmassen, in deren Innerem bald je ein Spaltraum auftritt. Der mittlere dieser drei Theile wird zum Mitteldarm, die seitlichen stellen die Cölomsäcke dar, so dass nun ein Stadium entstanden ist, welches dem oben für Argiope beschriebenen völlig gleicht. Auch die weitere Entwicklung stimmt überein. Es macht sich zunächst eine Streckung des Embryos und eine

[1]) In Bezug auf den Ursprung des mittleren Körperabschnittes sind die Angaben nicht übereinstimmend. Wenn wir dem Referat von Hoyer (No. 7) folgen, so schnürt sich derselbe vom vorderen Körperabschnitt des zweitheiligen Embryos ab. Hiermit stimmen die Angaben Shipley's für Argiope und Lacaze-Duthiers' für Thecidium. Dagegen referiren Oehlert und Deniker (No. 9) nach Kowalevsky: „Le segment médian s'est probablement formé par la division du segment caudal." Es ist nicht zu verkennen, dass diesem Punkt eine gewisse Wichtigkeit zukommt.

Theilung desselben in quere Abschnitte geltend. Nach Lacaze-Duthiers entsteht hierbei der mittlere Abschnitt durch Abschnürung von der vorderen Hälfte. Später trennt sich die vorderste Parthie der cephalischen Region durch eine Ringfurche ab, so dass die bewimperte Larve schliesslich aus vier durch Ringfurchen getrennten Körperabschnitten zusammengesetzt ist.

b. Metamorphose.

Unsere Kenntniss der Metamorphose weist noch beträchtliche Lücken auf und beruht vornehmlich auf den Mittheilungen Morse's für Terebratulina, und Kowalevsky's für Argiope und Thecidium. Die Festheftung der Larve, deren Gestalt in Kurzem oben geschildert ist, vollzieht sich mit dem hinteren Körperpole mittelst einer vom Pedalabschnitt abgesonderten Kittmasse. Nun schlägt sich die Mantelfalte nach vorne (Fig. 717 *F—K*, 718 *A*), so dass sie bald das Kopfsegment vollkommen einhüllt. Die frühere Aussenfläche der Mantellappen wird nun zur Innenseite und umgekehrt. Es kommen auf diese Weise die Insertionsstellen der vier larvalen Borstenbündel an die Innenfläche des Mantels zu liegen (Fig. 718). Die Borsten fallen nun bald ab (Fig. 719) und werden später bei jenen Formen, denen im ausgebildeten Zustande ein Borstenbesatz des Mantelrandes zukommt, durch die definitiven Borsten ersetzt. Bei Argiope fehlen die letzteren. Bald bilden sich nun an der Aussenfläche der Mantellappen durch cuticulare Ausscheidung die beiden Schalenklappen. Die Pedalregion der Larve geht in den Stiel des ausgewachsenen Thieres über, und zwei mächtige, schon in der Larve (Fig. 718 *B*) hier kenntliche Muskelgruppen wandeln sich in die ventralen Stielmuskeln um. Bei Liothyrina und Terebratulina findet sich auch ein Paar dorsaler Stielmuskeln in der Larve. Die zwei Paare von Muskeln, welche an den Borstenbündeln endigen, werden zu den Adductoren der Schalen. Jenes Paar von Muskeln, welches in Figur 718 *B* dem Hinterende des Verdauungstractes seitlich anliegt, stellt die Anlage der Divaricatoren dar. Dasselbe theilt sich später in ein Paar dorsaler und ein Paar ventraler Divaricatoren.

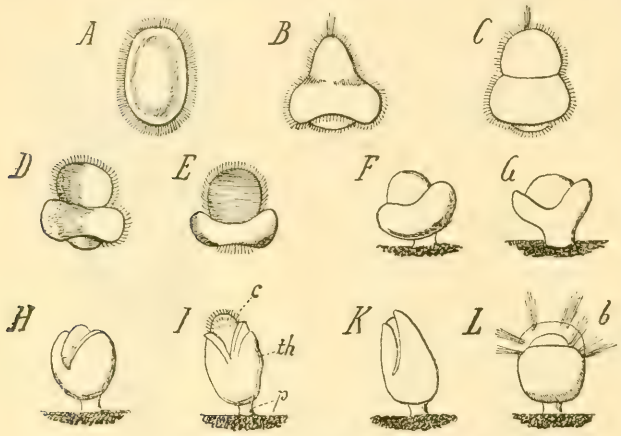


Fig. 717. Stadien der Festsetzung und Metamorphose von Terebratulina (nach Morse).

b provisorische Borstenbündel, *c* cephalischer Abschnitt, *th* Thoraxabschnitt, *p* Peduncularabschnitt des Körpers.

Am dunkelsten sind die Umwandlungen, welche der Kopfabschnitt der Larve durchmacht. Wenn wir die Metamorphose von Phoronis zum

Vergleich heranziehen wollten, so würden wir erwarten, dass aus demselben bloss die epistomartige Hautfalte über dem Munde und das obere Schlundganglion hervorgehen würden (vergl. das Schema Fig. 720). Dagegen scheint es nach den Angaben KOWALEVSKY's, dass im Bereich des Kopflappens, welcher mit seinen Augenflecken noch eine Zeit lang im Innern der festgesetzten Larve kenntlich ist (Fig. 718 *B*), die Anlage des Oesophagus durch Einstülpung des Ectoderms (Fig. 719 *A*, *oe*) sich herausbildet. Es würde hieraus sich ergeben, dass wir dem an dem Kopfschirm der Larve umlaufenden Wimperreifen eine postorale Lagerung zuerkennen müssten. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, vielmehr mit Rücksicht auf die dorsale Lagerung der Lophophoranlage wahrschein-

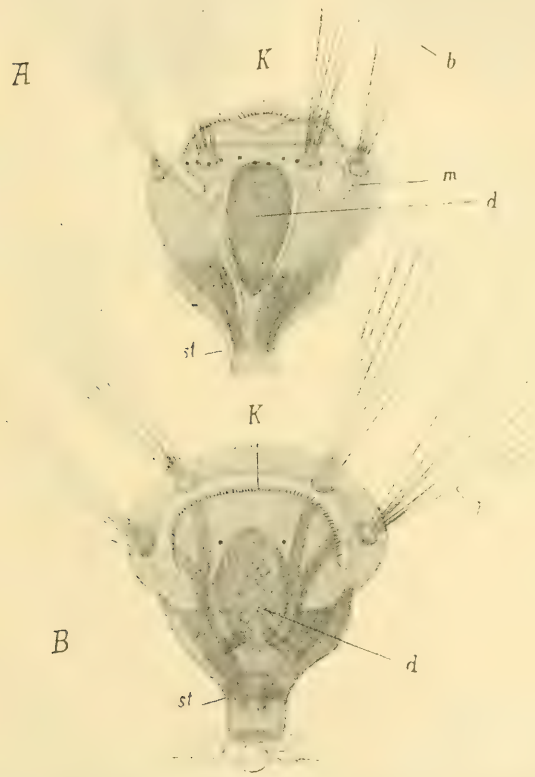


Fig. 718. Zwei Stadien der Metamorphose von Argiope (nach KOWALEVSKY) [*b* provisorische Borsten, *d* Mitteldarm, *k* Kopflappen, *m* Mantelfalte, *st* Stiel.

lich, dass schon vor dem Auftreten der Oesophaguseinstülpung an dem Kopflappen der festgesetzten Larve sich gewisse Lageverschiebungen geltend gemacht haben, durch welche die ursprünglichen Verhältnisse abgeändert wurden (vergl. Fig. 720).

Die Anlage des Lophophors (Fig. 719 *A*, *l*) entsteht in der Form einer ungefähr kreisförmigen Verdickung an der Innenfläche des dorsalen Mantellappens. Da der Mund später im Lophophor eingeschlossen ist,

so muss diese kreisförmige Verdickung den Kopflappen ventralwärts umgreifen. Bald machen sich die ersten Tentakelanlagen (*t*) in der Form von vier Vorwulstungen erkennbar. In späteren Stadien wachsen dieselben zu hohlen Schläuchen (Fig. 719 *B*) aus, während die Zahl der

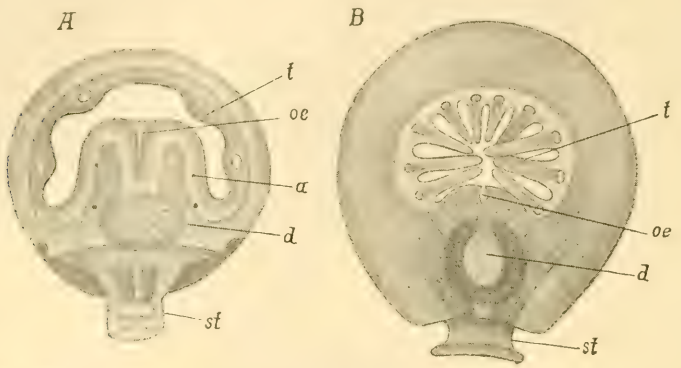


Fig. 719. Zwei weitere Entwicklungsstadien von Argiope (nach Kowalevsky *a* Augenflecken, *d* Mitteldarm, *oe* Oesophagus, *st* Stiel, *t* Tentakelanlagen.

Tentakel durch neuhinzukommende vermehrt wird, und zwar entspricht die Stelle der Tentakelknospung dem vordersten oder distalen Theile des Lophophors, welcher in späteren Stadien dessen dorsale Parthie darstellt.

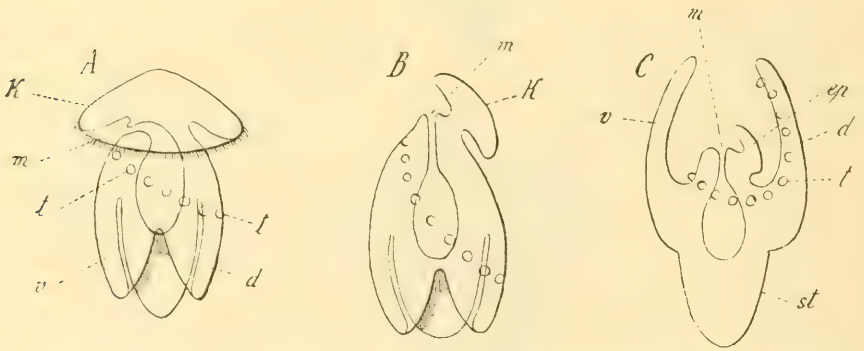


Fig. 720. Hypothetisches Schema der Brachiopoden-Metamorphose zum Vergleiche mit Actinotrocha.

A Freischwimmende Larve. Hier ist die Mundöffnung *m* eingezeichnet, obgleich sie in Wirklichkeit in diesem Stadium noch nicht vorhanden ist. Die hier gezeichnete Lage derselben unter dem Kopflappen *k* entspricht nicht den Angaben Kowalevsky's. Auch die Tentakelknospen sind in Wirklichkeit in diesem Stadium noch nicht vorhanden.

B Ein construirtes Uebergangsstadium.

C Junger Brachiopode nach dem Hervorklappen der beiden Mantellappen. Aus dem Kopfschirm *k* ist das Epistom hervorgegangen. Die Reihe der Tentakelknospen *t* gehört zum grössten Theil der dorsalen Mantelklappe an.

d dorsaler Mantellappen, *ep* Epistom, *k* Kopflappen, *m* Mund, *st* Stiel, *t* Tentakelknospen, *v* ventraler Mantellappen.

Es möchte anfangs wunderbar erscheinen, dass die Tentakel an der Innenseite des dorsalen Mantellappens sprossen. Wenn man jedoch die

freischwimmende Larve betrachtet, an welcher die letztere noch als Aussenseite des Thoraxabschnittes fungirt, so wird man sich überzeugen, dass der Tentakelkranz hier eine ähnliche postorale Lagerung einnimmt, wie an der Actinotrocha. (Vergl. das Schema Fig. 720 *t*).

Die späteren Umbildungen des Lophophors sind vor Allem von Morse an Terebratulina verfolgt worden. Hier hat derselbe ursprünglich eine kreisförmige Gestalt. Später buchtet sich jedoch der vordere Rand dieses kreisförmigen Tentakelträgers nach innen aus. Hier in dieser Einbuchtung findet dicht neben der Medianebene die Anbildung neuer Tentakel statt. Der so hufeisenförmig (Fig. 721) gewordene Tentakelapparat ähnelt um so mehr dem von Phoronis und den Phylactolämen, als sich auch hier eine dorsale Falte (Armfalte) über dem Munde bemerkbar macht (*e*), welche als Epistom in Anspruch genommen werden muss und sich in späteren Stadien nach der ganzen Länge der Tentakelreihe fortsetzt. Der Mund (*m*) liegt in einer zwischen der Tentakelreihe und dieser Falte sich ausdehnenden bewimperten Rinne, welche sich auf

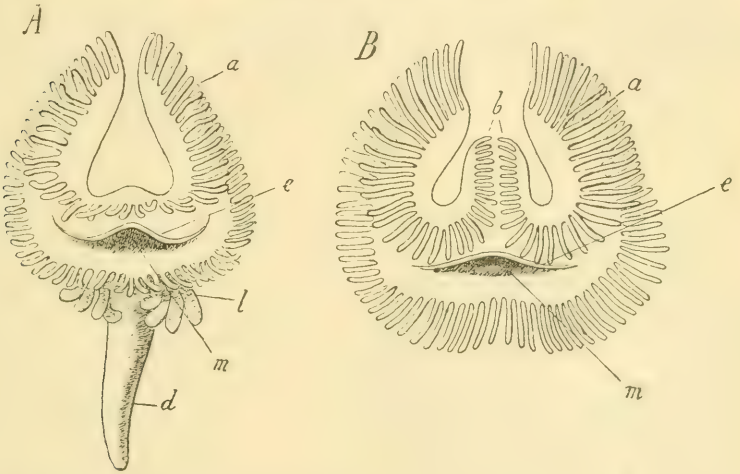


Fig. 721. Zwei Entwicklungsstadien des Lophophors von Terebratulina septentrionalis (nach Morse).
a äussere, *b* innere Arme, *d* Darmkanal, *e* Epistom, *l* Leberanhänge, *m* Mund.

die Arme als Branchialrinne fortsetzt. Aus den beiden Fortsätzen des hufeisenförmigen Lophophors entwickeln sich die seitlichen grossen Arme des ausgebildeten Thieres, während die kleinen, spiralig eingerollten, inneren Arme (*b*) erst später in der dorsalen Einbuchtung hervorwachsen. Die Details der Entwicklung des Lophophors in späteren Stadien müssen bei der verschiedenartigen Gestaltung des ausgebildeten Organs bei den einzelnen Formen verschieden sein; doch ist hierüber bisher noch nichts Genaueres bekannt geworden.

Bei Argiope behält der Lophophor die einfache ursprüngliche Hufeisenform zeitlebens bei. Diese Form, sowie Thecidium weist auch insofern primäre Verhältnisse auf, als die Verbindung der Arme mit der dorsalen Mantelduplicatur hier ständig erhalten bleibt.

Hinsichtlich der äusseren Formveränderungen der festsitzenden Larve sei noch erwähnt, dass nach Morse die jüngsten Stadien von Terebratu-

lina septentrionalis sehr an die Gestalt der Schale von Megerlia und Argiope erinnern. Später entwickelt sich ein Stadium, welches durch die flachgedrückten, länglichen Schalenklappen und den langen Stiel eine auffallende Aehnlichkeit mit Lingula aufweist, und dies führt endlich zur ausgebildeten Form über.

Ueber die Organentwicklung sind im Einzelnen bisher kaum andere als selbstverständliche Details bekannt geworden. Die Gliederung des Darms in einzelne Abschnitte, das Hervorsprossen der Leberschläuche als seitliche Divertikel des vorderen Darmabschnittes (Fig. 721 *A*, *l*) gehören hierher; ebenso die hauptsächlich für Lingula verfolgte Entwicklung des Nervensystems aus Verdickungen des Ectoderms. Der ursprüngliche Zusammenhang des Centralnervensystems mit dem Ectoderm bleibt bei den verschiedenen Formen der Brachiopoden wie bei Phoronis zeitlebens erhalten.

II. Ecardines.

Ueber die Embryonalentwicklung der Ecardines ist noch Nichts bekannt geworden. Man kennt nur die pelagischen Larven und die jüngsten festsitzenden Stadien. Diese unsere Kenntniss der Metamorphose beruht auf Notizen von F. Müller und McCrady sowie auf den Untersuchungen von Brooks über Lingula (No. 5). Was uns an der Metamorphose dieser Gruppe zunächst auffällt, ist, dass die pelagischen Larven auf einer sehr vorgerückten Stufe der Entwicklung stehen, welche bei den Testicardines erst nach der Festsetzung erreicht wird.

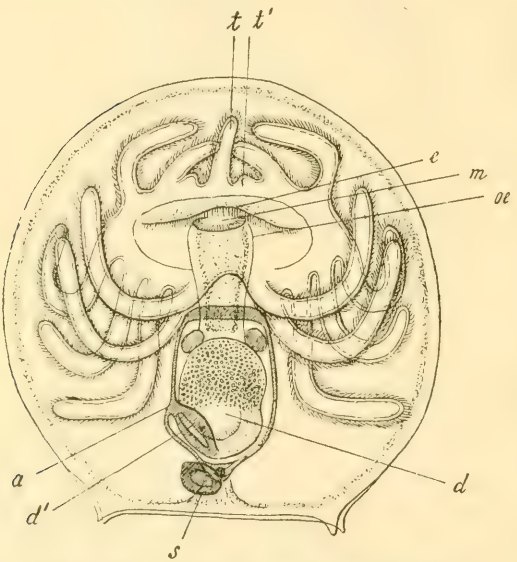


Fig. 722. Lingula-Larve (nach Brooks). *a* After, *d* erweiterter vorderer Darmabschnitt, *d'* engerer Endtheil des Darms, *e* Epistom, *m* Mund, *oe* Oesophagus, *s* Stielanlage, *t* unpaarer Tentakel, *t'* jüngste Tentakelknospen.

Die jüngste von Brooks beobachtete Larve von Lingula war bereits in zwei flachen, rundlichen Schalenklappen eingeschlossen, welche nicht mit einander articulirten, sondern mit ringsum freiem Rand das Thierchen von der Dorsal- und Ventralseite bedeckten (Fig. 723 *s* u. *t*). Der vordere Theil der Mantelhöhle ist von dem scheibenförmigen, mit Tentakeln besetzten Lophophor eingenommen (Fig. 722 und 723), in dessen Centrum man die Mundöffnung (Fig. 722 *m*) und eine dieselbe überdeckende Epistomfalte (*e*) erkennen konnte. An dem Lophophor ist das Vorhandensein eines dorsalen, unpaaren Tentakels (*t*) auffällig, zu dessen Seiten die jüngsten, neuangelegten Tentakel sprossen (Fig. 722 *t'*). Der wenig umfangreiche

eigentliche Leib des Thieres lässt in seinem Innern die nicht geräumige Leibeshöhle, den Darmkanal (*d*) und einige Muskelgruppen erkennen. Von letzteren bemerken wir zunächst ein Paar neben dem Oesophagus (*oe*) gestellter und ein im hinteren Abschnitt gelegenes unpaares Muskelbündel, welche sich von Schale zu Schale erstreckt. Der Darmkanal zerfällt anfangs in den gekrümmten Oesophagus (*oe*), einen erweiterten Magenabschnitt (*d*), an welchem sich bald die Leberausstülpungen erkennen lassen, und einen hinteren intestinalen Fortsatz (*d'*), der sich nach vorne herumkrümmt und an der rechten Körperseite mit der Leibeswand verschmilzt, woselbst der Durchbruch der Afteröffnung stattfindet (Fig. 722 *a*).

Weiterhin ist an den jüngsten Lingulalarven der vollständige Mangel des Stielrudiments und das Vorhandensein einer merkwürdigen, unter der dorsalen Schalenklappe gelegenen, halbkreisförmigen Skeletplatte auffällig, welche mit der dorsalen Schalenklappe in Verbindung steht. An der von Fritz Müller geschilderten, vielleicht zu Crania gehörigen Larve (Fig. 724) war das Vorhandensein von fünf Paaren starker provisorischer Borsten zu bemerken, mit deren Hülfe die Larve unter seitlichen Bewegungen der Schalenklappen zu kriechen im Stande war. Beim Schwimmen sind die Schalenklappen geöffnet und der Lophophor wird weit aus der Schale vorgestreckt, so dass die Schwimmbewegung durch die Cilien der Tentakel bewerkstelligt wird.

Die Anlage des Nervensystems ist in Form eines Schlundrings zu erkennen, welcher den Oesophagus umgibt und an welchen eine ventrale Ganglion-Verdickung, zwei seitlich gelegene Ganglien und zwei dorsale Otolithenblasen zu erkennen waren. Auch an der Larve von Fritz Müller (Fig. 724) wurden paarige Augenflecken (*a*) und Gehörblasen (*o*) beobachtet. Diese Sinnesorgane werden dann im weiteren Verlaufe der Metamorphose rückgebildet.

Es entsteht nun am hinteren Körperende das bald zu beträchtlicher Länge auswachsende Stielrudiment, mittelst dessen die Festhefung der Larve erfolgt. Im Verlaufe der weiteren Metamorphose nimmt der Lophophor die definitive Gestalt an; es vollziehen sich charakteristische Formveränderungen der Schalenklappen, und die Mantelsinusse entstehen als hornförmige Divertikel, welche von der Leibeshöhle auswachsen, während sich am Mantelrande die definitive Borstenreihe bemerkbar macht.

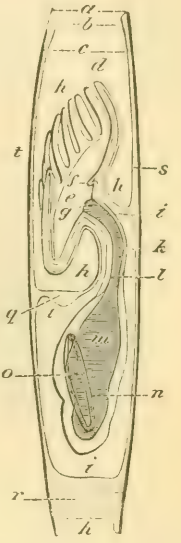


Fig. 723. Schematischer Medianschnitt durch die Lingula-Larve (nach Brooks aus Balfour's Handbuch).

a Ende der Schalenklappen, *b* verdickter Mantelrand, *c* Mantelduplicatur, *d* dorsaler medianer Tentakel, *e* Lophophor, *f* Epistom, *g* Mund, *h* Mantelhöhle, *i* Leibeshöhle, *k* Schlundwand, *l* Oesophagus, *m* Leberabschnitt des Magens, *n* Darmabschnitt des Magens, *o* Enddarm, *q* ventrales Ganglion, *r* hinterer Muskel, *s* dorsale, *t* ventrale Schalenklappe.

III. Formveränderungen der Schalen.

Schon Morse hat auf gewisse Umwandlungen, denen die Schale von Terebratulina im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung unter-

liegt, hingewiesen, indem er darauf aufmerksam machte, dass dieselbe in gewissen Entwicklungsstadien die Gestalt einer Megerlia oder Argiope reproducirt (vgl. oben pag. 1239). Neuerdings ist die Umbildung der Schalen von Beecher (No. 1) nach allgemeinen Gesichtspunkten betrachtet worden. Beecher bezeichnet die erste, aus einer horn- oder chitinähnlichen, cuticularen Abscheidung bestehende Schalenanlage der eben metamorphosirten Larve als Protegulum. Die ursprünglichste und verbreitetste Form des Protegulums ist die einer halbkreisförmigen oder halbelliptischen Platte (Fig. 725 *p*) mit geradem Schlossrand, welcher der Länge nach der grössten Breite der Platte gleich kommt. Indessen kann die Gestalt des Protegulums in einzelnen Fällen bereits modificirt sein, indem die spätere Gestalt der Schale auf die Form des Protegulums verändernden Einfluss genommen hat. Nur in seltenen Fällen wird bei der in späteren Stadien durch Ablagerung neuer Schichten erzeugten Vergrösserung der Schale die ursprüngliche Gestalt des Protegulums beibehalten, so dass die Zuwachsstreifen dem Umriss des Protegulums parallel laufen. Ein solcher Fall wurde für Paterina (Obolus) labradorica beobachtet. Andere Formen (z. B. Orbiculoidea) durchlaufen ontogenetisch ein Paterina-ähnliches Stadium (Fig. 725 *A*).

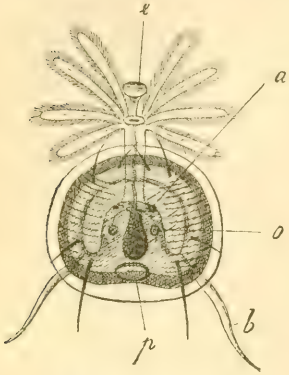


Fig. 724. Pelagische Brachiopodenlarve von Desterro, mittelst des vorgestreckten Lophophors schwimmend (nach F. Müller).
a Augenflecken, *b* provisorische Borsten, *e* Epistom, *o* Gehörbläschen, *p* innere Skeletplatte.

Die Veränderungen, welche die Schalenklappen in späteren Stadien durchlaufen, stehen in Zusammenhang mit der relativen Länge des Stieles, mit dem Neigungswinkel, welchen die Längsaxe des Thieres zur Unterlage aufweist, und dementsprechend mit der grösseren oder geringeren Beweglichkeit des Körpers. Auch die Verhältnisse der Insertion des Stieles sind für die Veränderung der Schalenform von Bedeutung. Während bei Lingula der Stiel in der Verlängerung der Hauptaxe des Körpers zwischen den hinteren Schalenenden hervortritt und dementsprechend beide Schalenklappen noch ungefähr gleiche Gestalt aufweisen, rückt in den meisten anderen Fällen die Insertion des Stieles immer mehr in den Bereich der ventralen Schalenklappe, und es kommt in Folge dessen bei fortschreitender Verkürzung des Stieles und entsprechend den innigen Beziehungen, welche die eine der beiden Schalenklappen zur Unterlage gewinnt, zu einer immer weiter gehenden heteromorphen Ausbildung der Schalenklappen.

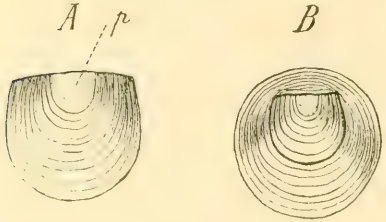


Fig. 725. Zwei Entwicklungsstadien der Schale von Orbiculoidea minuta (nach Beecher).
A Paterinastadium, *B* älteres Stadium. *p* Protegulum.

Im Allgemeinen zeigen Formen mit etwas längerem Stiele und verhältnissmässiger Beweglichkeit des Körpers langgestreckte und nach hinten

zugespitzte Schalenformen mit kurzem Schlossrande (Terebratulina). Eine Verkürzung des Stiels bringt das hintere Körperende in Contact mit der Unterlage. Es entwickeln sich dann breite Formen mit verlängertem Schlossrand (z. B. Argiope, Terebratella). Wenn, wie dies bei den Discinideen der Fall ist, die Lage des Körpers eine völlig horizontale wird, wobei die ventrale Schale auf der Unterlage aufruht und der Stiel aus einer nahe dem Centrum der ventralen Schalenklappe gelegenen Oeffnung hervortritt, so nähert sich die Schalenform der Gestalt einer kreisrunden Scheibe (Fig. 725 *B*). Es zeigt sich auch hier, wie bei den Anomien unter den Lamellibranchiaten, die Tendenz, in Folge der festsitzenden Lebensweise in der Gestalt der Schale den radiären Typus zum Ausdruck zu bringen. Bei den ostrea-ähnlich auf der Unterlage aufgewachsenen Formen (Thecidium, Crania) erreicht die Differenz in der Form beider Schalenklappen ihre höchste Ausbildung. Bei einer den Productidae zugehörigen Form (Proboscidella) verlängert sich die ventrale Schalenklappe durch Auswachsen des Stirn- und Seitenrandes zur Bildung einer (Aspergillum-ähnlichen) Kalkröhre. Diese Form ist vielleicht im Anschlusse an eine bohrende oder grabende Lebensweise entstanden zu denken.

In Bezug auf den Austritt des Stieles aus der Schale werden von Beecher vier verschiedene Typen unterschieden:

I. Atremata. Der Stiel tritt einfach zwischen den aus einander weichenden Hinterrändern beider Schalenklappen in der Richtung der Körperaxe hervor. Lingula, Obolus, Paterina.

II. Neotremata. Der Stiel entspringt der ventralen Schalenklappe und ist zur Körperaxe senkrecht gestellt. Derselbe liegt entweder in einem Ausschnitte der ventralen Klappe (Schizocrania) oder er wird durch weiteres Wachsthum der ventralen Klappe von derselben rings umgeben, so dass er dann durch eine subcentrale Oeffnung derselben heraustritt. Orbiculoidea, Discina, Acrothele. Dieser Gruppe schliesst sich vielleicht Crania an.

III. Protremata. Der Stiel entspringt in einer dreieckigen Deltidialspalte unter dem Wirbel der grossen Schale, welche entweder offen sein kann (Orthis, Tropidoleptus), oder durch ein Pseudodeltidium verschlossen wird (Orthisina, Leptaena, Strophomena, Chonetes, Strophaeodonta). Hierher auch die Thecidiidae.

IV. Telotremata. Der Stiel entspringt meist an dem Schnabel der Ventralklappe. Die Austrittsöffnung wird in der Regel von einem paarigen Deltidium umgeben. Hierher die Spiriferidae, Atrypidae, Rhynchonellidae, Stringocephalidae und Terebratulidae. In diesen Gruppen kommt ein verkalktes Armgerüst zur Entwicklung.

In Bezug auf die Entwicklung der als Pseudodeltidium und Deltidium unterschiedenen Verschlussstücke der Schnabelöffnung liegen bisher nur spärliche Beobachtungen vor. Beecher führt im Anschluss an die Beobachtungen Kowalevsky's an Thecidium die Entstehung des Pseudodeltidiums auf eine Skeletabscheidung des Stieles zurück. Wenn bei der Umwandlung der oben festgesetzten Larve die beiden Mantelklappen nach vorne umgeschlagen werden (Fig. 726 *A*) und die erste Schalenanlage (das Protegulum) zur Abscheidung bringen (*ds* und *vs*) (vgl. oben pag. 1236), so bezeichnet jene Linie, um welche das Umklappen des Mantels stattgefunden hat, den Schlossrand (*s*) des Protegulums. Bei Thecidium bedeckt sich nun auch die Dorsalseite der Stielanlage mit einer Skeletabscheidung (*p*), welche in späteren Stadien

mit dem vorwachsenden Schnabel der ventralen Schalenklappe verwächst (Fig. 726 *B* und *C*), und zum Pseudodeltidium wird. Das echte Deltidium der Rhynchonellidae und Terebratulidae dagegen ist wahrscheinlich von umgeschlagenen Theilen des Mantels der ventralen Schalenklappe selbst herzuleiten.

Die beiden Schalenklappen sind bei ihrer ersten Anlage durch den zwischen ihnen hervortretenden Stiel vollständig von einander getrennt. Beide Klappen berühren sich zuerst an den äussersten Enden des gerade gestreckten Schlossrandes (vgl. die Fig. 722 pag. 1240), und hier kommen die ersten Anlagen der Schlosszähne zur Entwicklung. Dieselben haben schon hier jene Lage inne, welche sie zeitlebens beibehalten, nämlich zu beiden Seiten der ursprünglichen Schlossöffnung, also später neben dem Deltidium. Wenn sich der Schlossrand später seitlich über die Schloss-

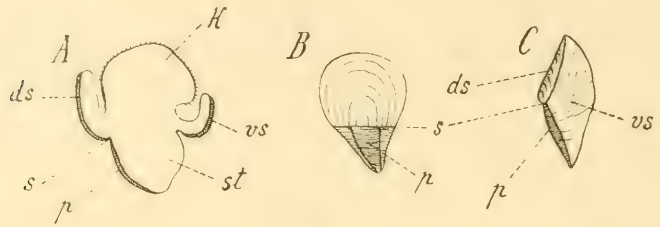


Fig. 726. Entwicklung des Pseudodeltidiums bei Thecidium mediterraneum (nach Beecher).

A metamorphosirte Larve von Thecidium mit den ersten Schalenanlagen (nach Kowalevsky).

B Ausgebildetes Thecidium von der Dorsalseite gesehen.

C Profilansicht desselben.

ds dorsale Schalenklappe, *k* Kopfabschnitt, *p* Pseudodeltidium, *s* Schlossrand *st* Stiel, *vs* ventrale Schalenklappe.

zähne hinaus verlängert, wie dies besonders bei Orthis, Spirifer und Strophomena der Fall ist, so ist dies die Folge secundärer Wachsthumsprocesse.

IV. Allgemeines.

Eine beträchtliche Schwierigkeit für die Auffassung der pelagischen Brachiopodenlarven, wie sie uns durch die für typisch geltende Argiope-Larve repräsentirt sind, liegt in dem Umstande, dass an derselben die Mund- und Afteröffnung fehlt, wodurch die Deutung der einzelnen Körperregionen eine unsichere wird. Wir sind geneigt, den Wimperkranz am Rande des Kopfabschnittes mit dem präoralen Wimperstreifen der Anneliden-Trochophora zu homologisiren, obgleich die Beobachtungen Kowalevsky's über die Entstehung des Oesophagus (vgl. oben pag. 1237) hiermit in Widerspruch zu stehen scheinen. Die Lage der Scheitelplatte würde durch die Augenflecken (und einen längeren Wimperschopf bei Terebratulina Fig. 717 *B* und *C*) am Scheitelpole der Larve angedeutet sein. Es würde somit der vordere Körperabschnitt Charaktere aufweisen, welche von der Trochophora übernommen sind, und er würde dem Kopflappen der Actinotrocha vergleichbar sein.

Hinsichtlich der Deutung des hinteren Körperabschnittes müssen wir die Larven der Bryozoen und von Phoronis zum Vergleiche heranziehen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Punkt, mit welchem die Festheftung vollzogen wird, bei Bryozoen und Brachiopoden identisch ist und dem hinteren Körperende der ausgebildeten Phoronis entspricht. Die Festsetzung der Brachiopodenlarve vollzieht sich nun mit dem hinteren Körperpole; der Pedalabschnitt der Larve geht in den Stiel des ausgewachsenen Thieres über. Hieraus ergibt sich, dass wir die Höhle, welche von der nach hinten vorragenden Mantelfalte der Brachiopodenlarve umschlossen wird, nur der Höhlung im Innern des sogenannten Saugnapfs der Bryozoenlarven homologisiren dürfen. Auch bei den Bryozoen kommt es vor, dass jene Stelle des Saugnapfs, mit welcher die Festheftung sich zunächst vollzieht, sich in die übrigen Theile des Saugnapfs zapfenartig einstülpt (vgl. die Larve von Bugula Fig. 695 *B*, pag. 1199). Dieser Zapfen würde dann direct dem Pedalabschnitt der Brachiopodenlarve entsprechen. Wir haben in dieser ganzen Bildung offenbar das Aequivalent des eingestülpten ventralen Schlauches der Actinotrocha vor uns. Die Mündung dieses Schlauches bei der Phoronislarve würde der Mündung der Mantelhöhle der Argiopelarve gleichzusetzen sein. Wir können demnach die Brachiopodenlarven unschwer mit einer Actinotrocha in späteren Stadien vergleichen, bei der die erwähnte schlauchförmige Einstülpung bereits angelegt ist. Der hauptsächlichste Unterschied zwischen beiden bezieht sich auf den vollständigen Mangel des analen Abschnittes bei der Brachiopodenlarve.

Die Metamorphose wird auch hier (wie bei Phoronis und den Bryozoen) eingeleitet mit der Ausstülpung jener früher eingeschlossenen Körperparthien, mit welchen die Festsetzung sich vollzieht.

Wenn sich demnach schon durch den Vergleich der Larvenformen die Zugehörigkeit der Brachiopoden zu dem näheren Verwandtschaftskreis von Phoronis und den Bryozoen ergibt, so wird durch einen Vergleich der anatomischen Verhältnisse der ausgebildeten Formen diese Ansicht über die Stellung der Brachiopoden im Allgemeinen bestätigt. Die Uebereinstimmung tritt besonders klar zu Tage bei Betrachtung des tentakeltragenden Lophophors bei Phoronis, den Phylactolämen und Brachiopoden. Auch bei letzteren findet sich ursprünglich die hufeisenförmige Anordnung des Lophophors, eine als Epistom zu bezeichnende Hautfalte (Fig. 727 *ep*) über dem Munde (Armfalte) und eine mit der übrigen Leibeshöhle in keiner Communication (?) stehende Lophophorhöhle. Als Aequivalent der eigentlichen Lophophorhöhle der Phylactolämen (Ringkanal der Gymnolämen) werden wir den sogenannten kleinen Armsinus (Fig. 727 *a*) der Brachiopoden in Anspruch nehmen dürfen, während der grosse Armsinus (*b*) vielleicht der Epistomhöhle entspricht[1]). Auf gewisse Unterschiede, welche in den Verhältnissen der Hohlräume in den Lophophorarmen der Brachiopoden und der phylactolämen Bryozoen vorherrschen, hat Blochmann (No. 4) hingewiesen. Dieselben beziehen sich hauptsächlich darauf, dass in Folge der Ausdehnung der Epistomhöhle (grosser Armsinus) bei den Brachiopoden die Lophophorhöhle derartig eingeengt wird, dass sie zu einem unter der Tentakelreihe hinlaufenden

[1]) Bei dem Vergleich des grossen Armsinus mit der Epistomhöhle der Phylactolämen werden wir berücksichtigen müssen, dass der grosse Armsinus — wie neuerdings Blochmann für Crania hervorgehoben hat — ein paariges, in der Medianebene über dem Oesophagus unterbrochenes Gebilde ist. Unser Medianschnitt Fig. 727 *B* stellt an den Spiralarmen die Verhältnisse dar, wie sie seitlich der Medianebene sich finden. Immerhin lässt das angeführte Schema unter der erwähnten Reserve die Uebereinstimmung des grossen Armsinus mit der Epistomhöhle erkennen.

Kanale reducirt erscheint (kleiner Armsinus), welcher dann an einem Querschnitte durch die Lophophorarme ebenso wie die Epistomfalte (Armfalte) zweimal getroffen erscheint. Immerhin werden wir uns diese Unterschiede sehr leicht als durch höhere Differenzirung aus dem bei den Phylactolämen erhaltenen einfacheren Typus entstanden erklären können.

Aus den Verhältnissen des Lophophors und der Lagerung des Epistoms ergibt sich, dass die als dorsal bezeichnete Schalenklappe thatsächlich der Lage nach der analen Körperseite der Bryozoen entspricht, obgleich wir aus der Krümmung des Darmkanals bei den Brachiopoden nicht auf diese Orientirung schliessen würden (Fig. 727 *B*). Wir müssen hier in Kurzem auf die Lage der Afteröffnung bei den Ecardines zurückkommen. Bei Lingula und Discina liegt der After

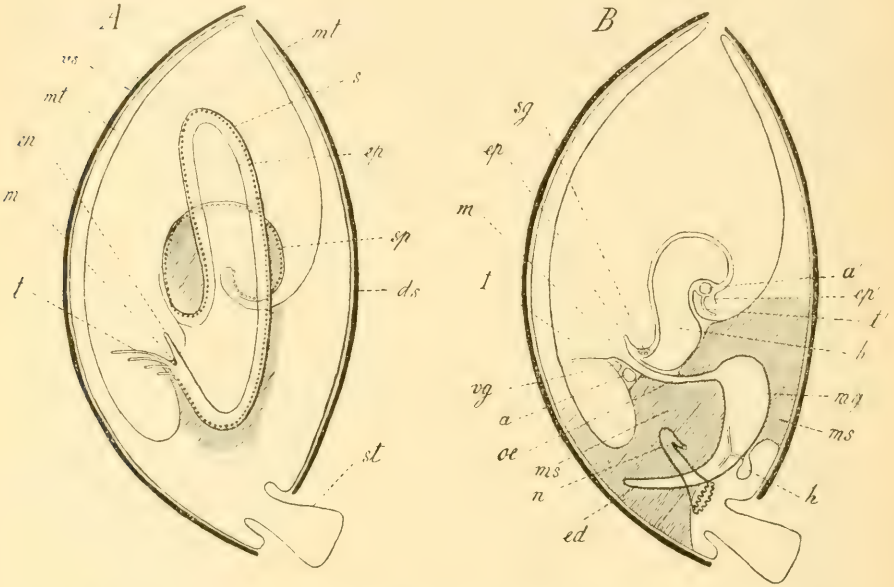


Fig. 727. Schema des Baues der Brachiopoden (Original nach Präparaten von Terebratella corianica). Vgl. Fig. 691, pag. 1185 und Fig. 714, pag. 1227.

A Seitenansicht des Lophophors. Die Tentakel sind zum grössten Theil abgeschnitten gedacht.

B Medianschnitt. Die Spiralarme sind etwas seitlich geschnitten, um den grossen Armsinus zu zeigen.

a kleiner Armsinus, *a'* derselbe im dorsalen Durchschnitt, *b* grosser Armsinus (Epistomhöhle), *ds* dorsale Schalenklappe, *ed* Enddarm, *ep* Epistom (Armfalte), *ep'* dasselbe im dorsalen Durchschnitt, *h* Herz, *m* Mund, *mg* Magen, *ms* Mesenterium, *mt* Mantelduplicatur, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *s* Seitenarme, *sg* supraösophageales Ganglion, *sp* Spiralarme, *st* Stiel, *t* ventraler Tentakel, *t'* dorsaler Tentakel, *vg* ventrales Ganglion, *vs* ventrale Schalenklappe.

auf der rechten Seite des Körpers, bei Crania — wie Joubin und Blochmann nachgewiesen haben — in der Medianebene am Hinterende des Körpers. Blochmann ist geneigt, hierin ein ursprüngliches Verhalten zu erblicken. Da wir jedoch mit Caldwell das hintere Körperende der Brachiopoden unter Berücksichtigung der Verhältnisse von Phoronis als

eigentlich der Ventralseite des Körpers angehörig betrachten, so möchten wir die Lage des Afters bei Crania auch als eine secundär abgeänderte auffassen. Im Allgemeinen ist der Darm bei den Brachiopoden im entgegengesetzten Sinne gekrümmt, wie bei den Bryozoen (vgl. Fig. 727 *B* und Fig. 714 pag. 1227). Auch die Ausmündungsstelle der Nephridien scheint bei den Brachiopoden eine Verlagerung nach der ventralen Richtung erlitten zu haben. Solche Lageverschiebungen einzelner Organe würden sich jedoch als Folge der Verpackung des Körpers zwischen die beiden Schalenklappen leicht erklären lassen. Wenn sich aus denselben gewisse Schwierigkeiten für den Vergleich der Brachiopoden mit den Phylactolämen und Phoronis ergeben, so sind doch im Allgemeinen die Uebereinstimmungen zwischen diesen Formen (speciell auch in Hinsicht auf die Verhältnisse der Leibeshöhle und des Nephridialsystems) so grosse, dass wir kaum an der näheren Verwandtschaft zwischen diesen Gruppen zweifeln können. Wir verweisen diesbezüglich auf die Ausführungen von Blochmann (No. 4).

Seit man mit Steenstrup erkannte, dass die Brachiopoden in keinen näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den zweischaligen Mollusken (Lamellibranchiaten) stünden, war man vielfach bemüht, in übermässiger Schätzung der übereinstimmenden Merkmale in Bezug auf die Verhältnisse der Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Nephridien die Brachiopoden in näheren Anschluss an die Anneliden zu bringen und sie womöglich als durch sedentäre Lebensweise umgewandelte Ringelwürmer aufzufassen. So bezeichnet sie Morse als „ancient cephalized Annelids" und stellt ihnen die sedentären Polychäten (z. B. Serpula) als „modern cephalized Annelids" gegenüber. Wir müssen deshalb noch kurz auf jene Charaktere eingehen, in denen man Spuren von Segmentirung zu erkennen glaubte.

Die Theilung der Larve in drei oder vier Körperabschnitte ist eine rein äusserliche und bezieht sich, so viel wir bisher wissen, nicht auf die Cölomsäcke. Schon Balfour hat darauf hingewiesen, dass das Gesetz des Auftretens der einzelnen Segmente bei den Brachiopodenlarven ein anderes ist, als bei den Anneliden. Bei letzteren werden die jüngstgebildeten Segmente am hinteren Körperende ausgebildet, während dieselben bei den Brachiopoden sich im vorderen Körpertheil abschnüren. Noch wichtiger scheint eine von Caldwell angestellte Ueberlegung. Wir können an Actinotrocha bemerken, dass die Hauptaxe der Larve eine andere ist, als die des ausgebildeten Thieres. Die Hauptaxe der Larve geht von der Scheitelplatte zur Afteröffnung. Sie entspricht der Hauptaxe der Trochophora und des aus der Trochophora sich entwickelnden Annelids. An der metamorphosirten Phoronis dagegen ist eine secundäre Hauptaxe aufgetreten, welche zu der primären der Actinotrocha senkrecht gestellt ist. Die Hauptaxe der Brachiopodenlarven nun entspricht der secundären Axe von Phoronis, sie verläuft von der Scheitelplatte zum Anheftungspunkt, welchen wir uns in der Mitte der eigentlichen Ventralseite gelegen denken müssen. Wenn daher in querer Richtung zu dieser Hauptaxe eine Gliederung sich geltend macht, so kann diese nicht mit der Segmentirung der Anneliden verglichen werden, weil letztere mit Rücksicht zu einer anderen Hauptaxe (der primären an Actinotrocha) orientirt ist. Man sieht an diesem Beispiel, wie der Vergleich mit Actinotrocha für die ganze Auffassung der Brachiopoden ungemein fruchtbar ist.

Wenn wir an dem Vergleich mit Phoronis und den Bryozoen festhalten, bei denen nur die kurze, zwischen Mund und After gelegene Linie

als dorsale Mittellinie anzuerkennen ist, so werden wir Caldwell beipflichten, dass bei den Brachiopoden beide Schalenklappen streng genommen der Ventralseite angehören, und dass auch hier der Festheftungspunkt an der Mitte der ventralen Seite gelegen ist.

Wir haben gesehen, dass an der Larve der Brachiopoden keine wirkliche Segmentirung zu erkennen ist. Ebenso verhält es sich mit den ausgebildeten Formen. Am meisten würde noch das Vorhandensein von zwei Paaren von Segmentalorganen bei Rhynchonella für eine Segmentirung sprechen. Doch wissen wir von den Anneliden, dass einem Körpersegment mehr als ein Paar von Segmentalorganen zukommen kann, so dass wir auf dieses Merkmal allein kein grosses Gewicht legen können. In ähnlicher Weise treten auch bei Phoronis australis zwei Paare von Nephridien auf (Benham).

Es spricht Manches dafür, dass wir in den Ecardines die ursprünglicheren Formen der Brachiopoden zu erblicken haben. Hier ist bei Lingula eine seitliche, bei Crania eine hinten in der Medianebene gelegene Afteröffnung erhalten. Der Stiel von Lingula soll häufig nicht angeheftet, sondern in eine Sandröhre eingesenkt sein, so dass auch nach dieser Hinsicht eine Aehnlichkeit mit Phoronis hervortreten würde.

Es sei hier noch erwähnt, dass einige Forscher nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Chätognathen und den Brachiopoden annahmen, so Bütschli (Zeitschr. f. wiss. Zool., 26. Bd. pag. 393, Anm.), O. und R. Hertwig (Cölomtheorie) und vor Allem Van Bemmelen (No. 2). Diese Annahme stützt sich auf die Uebereinstimmung der ersten Entwicklungsstadien, die Entstehung des Cöloms durch Abfaltung, die Anlage dreier Körpersegmente und auf jene anatomischen Merkmale, die sich in beiden Gruppen in Folge des typischen Enterocöliercharakters ergeben. Da diese Uebereinstimmungen jedoch auch auf Analogie begründet sein können, da die ausgebildeten Formen bei völlig differenter Lebensweise auch wesentliche Unterschiede des Baues erkennen lassen, und besonders der Kopfabschnitt in beiden Gruppen zu ganz verschiedenartiger Ausbildung gelangt, da ferner für die Brachiopoden durch die Uebereinstimmung ihrer Larve mit Actinotrocha der Anschluss an den Trochophoratypus erreicht erscheint, während für die Chätognathen ein solcher noch aussteht, so erscheint die Aufstellung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen beiden Gruppen noch mehr hypothetischer Natur. Jedenfalls würden wir für dieselben nur einen Zusammenhang der Wurzeln anerkennen können.

Litteratur.

1. **Beecher, C. E.** *Development of the Brachiopoda. American Journal of Science. Part. I. Vol. 41. 1891. Part. II. Vol. 44. 1892.*
2. **Van Bemmelen, J. F.** *Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardines. Jen. Zeitschr. für Naturw. 16. Bd. 1883.*
3. **Blochmann, F.** *Vorläufige Mittheilung über Brachiopoden. Zool. Anz. 8. Jg. 1885.*
4. **Blochmann, F.** *Ueber die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg. 46. Jg. 1892. Vgl. auch: Blochmann, F., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Jena. 1892.*

5. **Brooks, W. K.** *Development of Lingula. Chesapeake zoolog. Laboratory, Scientif. Results of the Session 1878. Baltimore.*

6. **Hancock, A.** *On the Organisation of Brachiopoda. Philos. Transactions. Vol. 148. 1858.*

7. **Kowalevsky, A.** *Entwicklung der Brachiopoden. Protokoll der ersten Sitzung der verein. Sectionen f. Anat. Phys. und Vgl. Anat. bei der Versammlung russ. Naturf. in Kasan 1873. (Russisch. Referat von Hoyer im Jahresb. f. Anat. und Phys. 1873.)*

8. **Kowalevsky, A.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachr. kais. Gesellsch. der Freunde der Naturerk. der Anthropol. und Ethnogr. Bd. 14. Moskau 1874. (Russisch. Ref. in Journ. Amer. Sc. and Arts. 1874.)*

9. **Kowalevsky, A.** *Observations sur le développement des Brachiopodes. Analyse par M. M. Oehlert et Denicker. Arch. de Zool. Expér. (2) 1. Bd. 1883.*

10. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire de la Thecidie. Ann. Sc. Nat. (4) Vol. 15. 1861.*

11. **Morse, E. S.** *On the Early Stages of Terebratulina septentrionalis. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. II. 1871; auch in: Ann. Mag. Nat. Hist. (4) Vol. 8. 1871.*

12. **Morse, E. S.** *On the Embryology of Terebratulina. Mem. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. III. 1873.*

13. **Morse, E. S.** *On the Systematic Position of the Brachiopoda. Proceedings of the Boston Soc. Nat. Hist. 1873. Vol. 15.*

14. **Müller, F.** *Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Müller's Archiv für Anat. und Phys. 1860.*

15. **Müller, F.** *Die Brachiopodenlarve von Sta. Catharina. Zweiter Beitrag. Arch. für Naturgesch. 1861.*

16. **Shipley, A. S.** *On the structure and development of Argiope. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 4. Bd. 1883.*

Zittel, K. A. *Handbuch der Paläontologie. I. Bd. 1876—1880.*

Anhang.

Allgemeines über die Molluscoiden.

Schon Henri Milne Edwards (No. 11) hat 1844 auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Bryozoen und Brachiopoden hingewiesen und dieselben mit den Tunicaten zur Gruppe der „Molluscoiden" vereinigt. Später (1882) vereinigte Claus (No. 2) unter diesem Namen die Bryozoen und Brachiopoden als gesonderten Typus. Die nähere Vereinigung von Phoronis mit den Phylactolämen wurde besonders durch Caldwell (No. 1) und E. Ray Lankester (No. 8) begründet. Beide Autoren sind geneigt, auch den Sipunculiden Beziehungen zu den genannten Gruppen zuzugestehen. Einen ähnlichen Standpunkt vertreten neuerdings Ehlers (No. 3) und Roule (No. 12), welch letzterer Autor die Brachiopoden, Bryozoen und Phoronidea als eine Untergruppe der „Trochozoaires monomériques" betrachtet und entferntere Beziehungen derselben zu den Sipunculiden, Mollusken und Rotiferen vermuthet. Roule legt vor Allem Gewicht auf die Trochophoracharaktere der Molluscoidenlarven. Wir haben uns der Ansicht Hatschek's (No. 6) angeschlossen, welcher die Phoronidea, Bryozoa ectoprocta und Brachiopoda als Molluscoiden vereinigt, aber die Sipunculiden davon ausschliesst. Ebenso scheinen uns nach den bisher gewonnenen Erkenntnissen die Entoprocten im Anschluss an Hatschek von den Bryozoen und von den Molluscoiden überhaupt abzutrennen zu sein. Fernerhin wird man nach den neueren Untersuchungen an Cephalodiscus von McIntosh, Harmer (No. 10), Spengel (No. 13) und Ehlers (No. 3) und an Rhabdopleura von Fowler (No. 4) auch diese Formen aus dem Kreise der Molluscoiden entfernen und wahrscheinlich als sedentäre Enteropneusten mit Balanoglossus vereinigen müssen.

Die Vereinigung der Phoronoidea, Bryozoa und Brachiopoda zu einer einheitlichen Gruppe gründet sich vor Allem auf die Uebereinstimmung der ausgebildeten Form, welche eine genauere Kenntniss des Baues derselben ergeben hat. Wir haben oben vielfach auf die übereinstimmenden Merkmale in der Anatomie der betreffenden Formen hingewiesen und beziehen uns auf die Schemata Fig. 691 pag. 1185, 714 pag. 1227 und 727 pag. 1246, an denen eine vergleichende Betrachtung sofort einen so einheitlichen Grundtypus erkennt, dass wir die Uebereinstimmung im Bau dieser Formen wohl nur auf Homologie beziehen dürfen. Die Molluscoiden sind mit einem echten Cölom versehen, einer Leibeshöhle, deren Räume von einem häufig flimmernden Plattenepithel ausgekleidet sind, und in denen der Darm durch Mesenterien (bei den Phylactolämen durch den Funiculus vertreten) suspendirt erscheint. Nur bei den Gymnolämen erleidet der Cölomatencharakter eine Einbusse, indem daselbst die Auskleidung der Leibeshöhle nicht mehr die Form eines Epithels aufweist, während bindegewebige Stränge des sogenannten Funiculargewebes die Leibeshöhle durchsetzen. Die Dorsalregion des Körpers erscheint verkürzt, Mund- und Afteröffnung des schlingenförmig

gekrümmten Darmkanals sind in Folge dessen — wie so häufig bei tubicoler oder sedentärer Lebensweise — einander genähert. Ueber die abweichende Lage der Afteröffnung und die Krümmungsverhältnisse des Darmkanals bei den Brachiopoden vergl. pag. 1246. Zu den typischsten Merkmalen der Molluscoiden gehört die Art der Ausbildung der Kopfregion: das Vorhandensein eines hufeisenförmigen, tentakeltragenden Lophophors, welchem ein eigener, abgetrennter Theil der Leibeshöhle, die sogenannte Lophophorhöhle (Ringkanal der Gymnolämen, kleiner Armsinus der Brachiopoden) entspricht, und der Besitz einer über dem Munde gelegenen Falte (Epistom), in welche sich ein anderer Theil der Leibeshöhle (die Epistomhöhle, grosser Armsinus der Brachiopoden) fortsetzt. Die Beziehungen der genannten Theile der Leibeshöhle unter einander und zur unteren, den Darm bergenden Cavität sind zum Theil noch nicht völlig klargestellt. Als Centrum des Nervensystems kann ein über dem Schlunde gelegenes Ganglion angesehen werden, welches allerdings bei den Brachiopoden an Masse gegen das ventrale Ganglion zurücktritt. Die Excretionsorgane sind durch ein Paar von Nephridien vertreten, welche gleichzeitig die Ausleitung der Geschlechtsproducte besorgen. (Bei Phoronis australis und bei Rhynchonella erscheint das Nephridienpaar verdoppelt; über die Excretionsorgane der Bryozoen vergl. das oben pag. 1226 Gesagte.)

Wenn so die Uebereinstimmung der anatomischen Verhältnisse bei den ausgebildeten Formen der verschiedenen Molluscoiden-Gruppen eine sehr weitgehende ist, so tritt diese Uebereinstimmung an den Larvenformen und deren Metamorphose weniger deutlich zu Tage. Immerhin werden wir Gewicht auf die Thatsache zu legen haben, dass bei den Larven in den drei hier zu unterscheidenden Typen (Actinotrocha, Bryozoen- und Brachiopodenlarve) ein hinterer Körperabschnitt, mit welchem die Festsetzung der ausgebildeten Form erfolgt; anfangs im eingestülpten Zustande angelegt wird. Wir werden jene Einstülpung der Actinotrocha (Fig. 690 *C*, *iv* pag. 1183), aus welcher die Leibeswand des hinteren Körperabschnittes hervorgeht, mit der Saugnapfeinstülpung der Ectoprocten und dem in die Mantelfalte eingesenkten Pedalabschnitt der Brachiopodenlarven homologisiren dürfen. Halten wir an dieser Homologie fest, so werden wir wohl zur Erklärung der Metamorphose der Molluscoiden von der Actinotrocha als der ursprünglichsten Larvenform ausgehen müssen. Der Actinotrochatypus lehnt sich in entfernterer Weise an die Trochoehoraform an, von welcher er sich hauptsächlich durch das Vorhandensein dines echten Cöloms unterscheidet. Wir haben oben (pag. 1228 und 1244) darauf hingewiesen, dass die Zurückführung der Bryozoenlarven und Brachiopodenlarven auf die Actinotrochaform derzeit noch gewissen Schwierigkeiten unterliegt. Man möchte wohl geneigt sein, das bei den Molluscoidenlarven im eingestülpten Zustande angelegte Hinterende des Körpers, mit welchem sich später die Festheftung vollzieht, mit dem Fusse der Mollusken zu vergleichen. Obschon die Lagebeziehungen einen derartigen Vergleich als zulässig erscheinen lassen, so scheinen uns doch für die Aufstellung einer derartigen Homologie bisher nicht genügende Gründe vorzuliegen.

Die Sipunculiden stimmen mit den Phoroniden durch manche merkwürdige Aehnlichkeiten des Baues überein, welche Uebereinstimmung sich aber wohl aus einer ähnlichen Lebensweise erklären lässt, ohne dass wir genöthigt wären, eine nähere Verwandtschaft beider Gruppen anzunehmen. Die Larve der Sipunculiden schliesst sich den Annelidenlarven

sehr nahe an und weist den echten Trochophoratypus auf, von welchem sich Actinotrocha und die übrigen Molluscoidenlarven einigermaassen entfernen. Vor Allem sei darauf hingewiesen, dass die Sipunculiden durch das Vorhandensein von zwei Urmesodermzellen, welche paarige Mesodermstreifen produciren, mit den Mollusken und Anneliden übereinstimmen, während bei den Molluscoiden die Entstehung des Mesoderms durch Abfaltung verbreitet ist. Am deutlichsten ist die Abfaltung der Cölomsäcke vom Urdarm bei den Brachiopoden zu erkennen; aber auch bei den Phylactolämen wird die Entwicklung des Cöloms in dieser Weise gedeutet werden müssen, und die Angaben von Caldwell über die Mesodermbildung bei Phoronis sind einer ähnlichen Auffassung günstig, mit welcher allerdings die Beobachtungen von Roule nicht übereinzustimmen scheinen. Wenngleich wir — wie wir oben (pag. 247) bei Besprechung der Chätognathen-Entwicklung ausgeführt haben — nicht geneigt sind, auf diese Differenzen in der Mesodermbildung grosses Gewicht zu legen, so musste doch hier darauf hingewiesen werden.

Die Verlagerung des Afters nach vorne und die hieraus resultirende Verkürzung der zwischen Mund und After gelegenen dorsalen Strecke vollzieht sich bei den Sipunculiden (vergl. oben pag. 241) nach einem anderen Typus, als bei Phoronis. Bei den Sipunculiden ist die Verlagerung des Afters eine Folge ganz allmählicher Wachsthumsveränderungen. Jene Einstülpung, aus welcher das hintere Körperende bei Phoronis hervorgeht, fehlt hier vollständig.

Vor Allem ist bei dem Vergleich zwischen Phoronis und den Sipunculiden auf den Umstand Gewicht zu legen, dass der in beiden Gruppen in der Umgebung des Mundes befindliche Tentakelkranz eine verschiedene Art der Entstehung aufweist und daher nicht als homolog betrachtet werden kann. Bei Phoronis dürfen wir diesen Tentakelkranz auf eine Lappenbildung im Bereiche des postoralen Wimperkranzes zurückführen. Bei der Sipunculuslarve dagegen hat nach Hatschek (No. 5, vergl. oben pag. 241) der postorale Wimperkranz mit der Entstehung der den Mund umgebenden Tentakel nichts zu thun. Letztere gehen aus lippenartigen Falten in der directen Umgebung des Mundes hervor. Der postorale Flimmerkranz der Sipunculuslarve liegt noch weiter nach hinten und entspricht dem vorderen Rande des Sphincters, welcher nach Zurückziehung der rüsselähnlichen vorderen Kopfparthie den Verschluss der entstandenen Einstülpungsöffnung bewerkstelligt (pag. 240, Fig. 159 *rm*).

Aus dem Gesagten scheint hervorzugehen, dass die Sipunculiden in keine näheren Beziehungen zu den Molluscoiden gebracht werden dürfen.

Da wir im Anschluss an Hatschek (No. 6) bei genauer Ueberlegung der aus der Entwicklungsgeschichte bekannt gewordenen Thatsachen nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Molluscoiden und den Entoprocten in Zweifel ziehen, so können wir uns der Anschauungsweise jener Forscher nicht anschliessen, welche den Bau und die Entwicklung von Pedicellina zur Erklärung der Verhältnisse der Molluscoiden herbeiziehen. Eine derartige Anschauungsweise wurde in neuerer Zeit von Barrois, Seeliger, Davenport und Ehlers vertreten. Unter diesen nähert sich Ehlers unserem Standpunkte, insofern auch er die Homologie des Tentakelkranzes der Entoprocten und der Ectoprocten in Abrede stellt. Hinsichtlich der Gründe, welche uns veranlassen, die Entoprocten aus dem Verwandtschaftskreise der Molluscoiden auszuschliessen, müssen wir auf das im nächstfolgenden Capitel (pag. 1263) Gesagte verweisen.

Vielfach wurden auch die merkwürdigen Genera Rhabdopleura und Cephalodiscus in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den ectoprocten Bryozoen und zu Phoronis gebracht. Indessen haben die Untersuchungen von Harmer (No. 10), welche neuerdings von Spengel (No. 13)[1]) und Ehlers (No. 3) bestätigt werden, eine auffallende Uebereinstimmung der Organisation von Cephalodiscus mit Balanoglossus dargethan. Junge Knospen von Cephalodiscus lassen eine deutliche Sonderung des Körpers in drei hinter einander folgende Regionen erkennen, welche der Rüssel-, Kragen- und Rumpfregion von Balanoglossus zu vergleichen sind. Diesen Regionen entsprechen ebenso viele Abschnitte des Cöloms, von denen die Rüsselhöhle einen einfachen unpaaren Hohlraum darstellt, während die Kragen- und Rumpfhöhle je durch ein dorsoventrales Mesenterium in paarige Hälften getheilt wird. Im ausgebildeten Cephalodiscus beschränkt sich die Rüsselhöhle auf das Innere der epistomartig über dem Munde gelagerten mächtigen Mundscheibe. Dieser Hohlraum soll nach Harmer durch zwei, den vorderen Theil des Nervensystems durchbrechende Poren (Rüsselporen) sich nach aussen öffnen (Fig. 728 *ex*). Die genannten Poren würden dem Rüsselporus von Balanoglossus entsprechen, welcher auch paarig vorhanden sein kann (bei Balanoglossus Kupfferi nach Bateson). Nach Ehlers dagegen sollen die genannten Poren die Ausmündung eines besonderen Excretionsorganes darstellen, bestehend aus einem Kanal (vgl. unsere Abbildung), der in einen weiten, mit Epithel ausgekleideten Endabschnitt übergeht. Auch der zweite Leibeshöhlenabschnitt öffnet sich durch zwei Poren unter einer schürzenförmig hinter dem Munde herabhängenden, als Operculum bezeichneten Falte nach aussen (Kragenporen). Dieser Körperregion gehört zum grössten Theile das an der Dorsalseite in der Continuität des ectodermalen Epithels gelegene Centralnervensystem *(n)* an, welches mit seiner vorderen Parthie sich in die Rüsselregion fortsetzt. Zu beiden Seiten desselben entspringen je sechs, zweireihig gefiederte, an den Enden geknöpfte Tentakel (*t*), in welche die Kragenhöhle sich fortsetzt. Weiter nach hinten finden sich die Ausmündungen der paarigen säckchenförmigen Genitalorgane (*g*). Der Darmkanal bildet eine dorsalwärts eingekrümmte Schleife, so dass die Afteröffnung *(a)* weit nach vorne gerückt

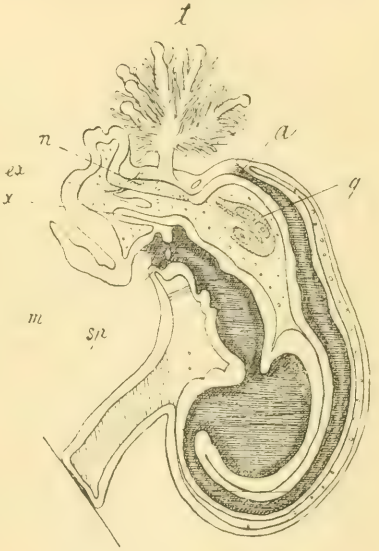


Fig. 728. Schematischer Medianschnitt durch Cephalodiscus (nach Ehlers unter Zugrundelegung von Figuren von McIntosh und Harmer).

a After, *ex* Excretionsorgan, *g* Geschlechtsapparat, *m* Mund, *n* Nervensystem, *sp* Schlundspalte, *t* Tentakel, *x* Darmdivertikel (Notochord der Autoren).

[1]) Vgl. Spengel's Monographie der Enteropneusten pag. 753 ff. Herr Prof. Spengel hatte die Güte, uns eine Anzahl Zeichnungen nach seinen Präparaten von Cephalodiscus zur Ansicht mitzutheilen, aus denen im Wesentlichen die Richtigkeit der Harmer'schen Angaben zu ersehen ist.

erscheint. Der vorderste Abschnitt des Darmkanals weist ein Paar von seitlichen Kiemenspalten *(sp)* und ein dorsales, unter dem Nervensystem gelegenes und gegen die Rüsselregion sich erstreckendes Divertikel (*x*, Notochord) auf. Der Körper von Cephalodiscus ist gestielt. Doch kommt den Individuen innerhalb der von ihnen producirten gemeinsamen Skeletröhren eine freie Beweglichkeit zu, Die Verhältnisse der Knospung ähneln denen von Loxosoma. Neuere Untersuchungen von Fowler (No. 4) haben eine beträchtliche Uebereinstimmung von Rhabdopleura mit Cephalodiscus ergeben. Auch hier wurde das als Notochord bezeichnete Darmdivertikel, sowie ein Paar von Kragenporen aufgefunden, während Kiemenspalten und Rüsselporen nicht zu erkennen waren. Nach Allem scheint es, dass die genannten Genera in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu Balanoglossus stehen, während eine Verbindung mit Phoronis und den Bryozoen sich nicht beweisen lässt, da — wie bereits Lang (No. 7) ausführte — die Uebereinstimmungen im Bau mit diesen Formen sich ungezwungen als Folgen einer ähnlichen Lebensweise deuten lassen.

Litteratur.

1. **Caldwell, W. H.** *Preliminary note on the structure, development and affinities of Phoronis. Proc. R. Soc. London. Vol. 34. 1882—1883.*
2. **Claus, C.** *Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl. Marburg. 1882. 2. Bd. pag. 89.*
3. **Ehlers, E.** *Zur Kenntniss der Pedicellineen. Abh. k. Gesellsch. Wissensch. Göttingen. 36. Bd. 1890.*
4. **Fowler, G. H.** *The Morphology of Rhabdopleura Normanni Allm. Festschrift für R. Leuckart. Leipzig. 1892.*
5. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*
6. **Hatschek, B.** *Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888. 1. Lieferung. pag. 40.*
7. **Lang, A.** *Zum Verständniss der Organisation von Cephalodiscus dodecalophus M'Int. Jen. Zeitschr. f. Nat. 25. Bd.*
8. **Lankester, E. Ray.** *Artikel: Polyzoa in: Encyclopaedia Britannica. 9. Edition. 1885. Part. 73. pag. 429 ff.*
9. **Lankester, E. Ray.** *Rhabdopleura. Quart. Journ. Micr. Science (2) 24. Bd. 1884.*
10. **McIntosh, W.** *Report on Cephalodiscus dodecalophus etc. Challenger Reports. Vol. 20. 1887. Mit einem Appendix von S. F. Harmer.*
11. **Milne-Edwards, H.** *Recherches anatomiques, physiologiques et zoologiques sur les Polypiers de France. 1841—1844.*
12. **Roule, L.** *Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sc. Nat. (7). Tom. 11. 1891.*
13. **Spengel, J. W.** *Monographie der Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Derzeit im Druck.*

XXXIV. Capitel.

ENTOPROCTA.

Die kleine, aber durch mannigfache Eigenthümlichkeiten interessante Gruppe der Entoprocten wurde bisher gewöhnlich mit den ectoprocten Bryozoen vereinigt. Doch kommt ihr wohl eine mehr selbstständige Stellung zu. Von den hierher gehörigen Formen sind Pedicellina, sowie die nahe sich anschliessenden Genera, wie Pedicellinopsis, Ascopodaria, Barentsia etc., ferner Urnatella stockbildend, während die an Loxosoma gebildeten Knospen nicht mit dem Mutterthier vereinigt bleiben, sondern sich loslösen, so dass hier stets nur solitäre Individuen im ausgewachsenen Zustande angetroffen werden.

Die Embryonalentwicklung von Pedicellina ist, wenn wir von älteren Angaben absehen, hauptsächlich durch die Untersuchungen von Hatschek (No. 6) bekannt geworden. Ueber die Entwicklung von Loxosoma liegen neuere Mittheilungen von S. F. Harmer (No. 4) vor, die in ihren Resultaten im Wesentlichen mit den von Hatschek gewonnenen übereinstimmen.

Die Eier von Pedicellina werden noch im Ovarium befruchtet. Die Embryonalentwicklung vollzieht sich innerhalb des zu einem Brutraum umgestalteten Atriums des Weibchens[1]), dessen Epithel zur Ernährung der Embryonen drüsig verdickt erscheint (Ehlers No. 2). Die Embryonen sind an der Wand des Brutraums mit dem spitzen Ende der birnförmig verlängerten Eihülle (einem Secret des Vaginalepithels) befestigt. Auch die aus der Eihülle schlüpfenden jungen Larven verbleiben noch im Brutraume und sollen an der Wand desselben festgeheftet sein.

Man kann an dem rundlichen, ziemlich trübkörnigen, von der Dottermembran umschlossenen Ei von Pedicellina einen etwas helleren animalen Pol unterscheiden, dem das Keimbläschen genähert liegt. Die Furchung ist im Allgemeinen eine totale, inäquale, doch dem äqualen Typus sich nähernd. Sie verläuft nicht ganz regelmässig, da auf das zweizellige Stadium dessen beide Theilstücke nicht völlig gleiche Grösse aufweisen, zunächst ein dreizelliges und erst später ein vierzelliges Stadium folgt, indem sich von jeder der beiden ersten Blastomeren eine etwas kleinere, dem animalen Pole genäherte Furchungskugel abschnürt.

[1]) Pedicellina echinata ist hermaphroditisch. Andere Arten scheinen getrennt geschlechtlich zu sein.

Es bildet sich nun unter rascherer Vermehrung der Blastomeren des animalen Poles und baldigem Auftreten einer centralen Höhle ein Blastula-Stadium (Fig. 729 *A*), an welchem die Zellen der vegetativen Hälfte durch ihre Grösse und körnige Beschaffenheit auffallen.

Die weitere Entwicklung führt zur Ausbildung einer reinen Invaginationsgastrula (Fig. 729 *B*). Die vegetative Hälfte des Embryos flacht sich zunächst ab und wird dann gegen die animale eingestülpt, wobei die Furchungshöhle fast vollständig verdrängt wird. Der Blastoporus schliesst sich in Form einer der Medianebene entsprechenden Längsspalte. Der sich schliessende Urmund liegt in der späteren ventralen Mittellinie. Schon jetzt macht sich am Embryo eine Abflachung der Ventralseite geltend (Fig. 729 *C*). An jenem Ende des spaltförmigen Blastoporus, welches wir mit Rücksicht auf die spätere Orientirung als das hintere Ende bezeichnen müssen, treten nun zwei symmetrisch gelegene Zellen (*me*) deutlich hervor, welche den Charakter von Furchungskugeln beibehalten haben und nach aussen vom Ectoderm noch nicht bedeckt sind. Es sind

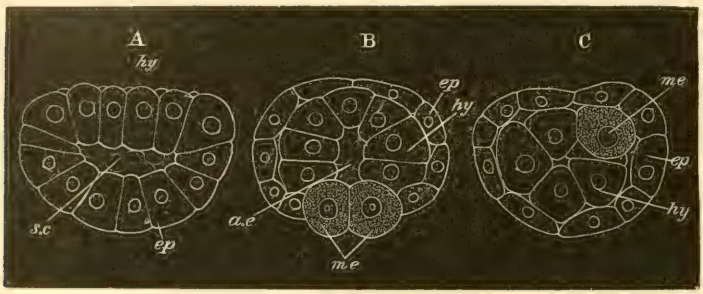


Fig. 729. Drei Stadien der Embryonalentwicklung von Pedicellina echinata (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch).

A Blastulastadium in Vorbereitung der Gastrulation. Optischer Durchschnitt von der Seite.

B Gastrulastadium. Optischer Querschnitt von oben.

C Späteres Stadium nach Schluss des Blastoporus von der Seite gesehen.

a.e Urdarmhöhle, *ep* Ectoderm, *hy* Entoderm, *me* Mesodermzellen, *s.c* Furchungshöhle.

die Urzellen des Mesoderms. Dieselben werden bald völlig vom Ectoderm überwachsen (Fig. 729 *C*) und liegen dann in jenem Raume zwischen Ectoderm und Entoderm, welcher von der Furchungshöhle abzuleiten ist und als primäre Leibeshöhle bezeichnet wird. Dieselbe gewinnt in den nun folgenden Stadien wieder an Ausdehnung und wird allmählich mit Elementen des Mesoderms erfüllt.

Die nächsten Stadien sind der Ausbildung der definitiven Körperform gewidmet. Der Embryo streckt sich nach der Richtung der Längsaxe (Fig. 730). Gleichzeitig verdickt sich das Ectoderm im Bereich der abgeflachten Ventralseite und stellt so eine Scheibe dar, welche sich am Rande gegen die übrigen Ectodermparthien scharf absetzt und sich später zur Bildung des sogenannten Atriums einsenkt. In der vorderen Hälfte dieser Scheibe tritt eine sich bald mit Wimpern bedeckende Einstülpung (Fig. 730 *oe*) auf, die Anlage des Oesophagus, während in etwas späteren Stadien von der hinteren Parthie der Scheibe (Fig. 730 *B*, *an.i*) eine ganz ähnliche Einsenkung, die Anlage des Hinterdarms, zunächst als solide, papillenförmige, nach innen vorspringende Ectodermverdickung

sich ausbildet. Die Oesophaguseinstülpung gewinnt bald die Verbindung mit der Mitteldarmanlage (Fig. 731 *A*). Die Communication der letzteren mit dem Hinterdarm und die Oeffnung des letzteren nach aussen stellt sich erst in späteren Stadien her (Fig. 731 *B*).

Inzwischen haben sich die Mesodermzellen vermehrt, indem durch Proliferation der beiden Polzellen zunächst zwei kurze Mesodermstreifen gebildet werden. Ausserdem kommt es zur Anlage zweier für Pedicellina ungemein charakteristischer, larvaler Organe. Das eine derselben, welches wir als Wimperscheibe (Fig. 730 und 731 *fg*) bezeichnen wollen, stellt eine am Scheitel der Larve gelegene, aus grossen, drüsigen Zellen bestehende, am Rande mit steifen Cilien besetzte Ectodermverdickung dar. Das andere, als Dorsalorgan zu bezeichnende Larvenorgan (Fig. 730, 731 *x*) liegt an der vorderen Seite der becherförmigen Aboralwand der Larve und besteht in einer ziemlich tiefen, mit Wimpern besetzten Ectodermeinsenkung, deren vorderer Abschnitt zum Theil zapfenförmig ausgestülpt werden kann.

Bei dem häufig vorgenommenen Vergleich zwischen der Pedicellinalarve und den Larven der Ectoprocten (vor Allem Cyphonautes) haben die erwähnten beiden provisorischen Organe eine bedeutende Rolle gespielt. Die Wimperscheibe wurde meist als Homologon des retractilen Scheibenorgans der Ectoprocten betrachtet. Sie ist in ähnlicher Weise zurückziehbar, und es scheint auch ihr (wie dem retractilen Scheibenorgane) die Function eines Sinnesorganes zuzukommen. Wenigstens deutet darauf die Beobachtung, dass die Larven von Pedicellina beim Schwimmen stets dieses Organ nach vorne gerichtet haben. Der Bau des Dorsalorgans würde uns auf eine Homologie desselben mit dem birnförmigen Organ der Ectoprocten schliessen lassen, wenn nicht der Unterschied der Lagerung zum Wimperkranz uns zur Vorsicht mahnen würde. Das in Rede stehende Organ liegt im einen Falle im Bereich der aboralen, im anderen in dem der oralen Region. Bei den Schwierigkeiten, welche sich nach den neueren Untersuchungen einem Vergleich zwischen Pedicellina und den Ectoprocten in den Weg stellen (vgl. unten pag. 1263), müssen wir die Frage aufwerfen, ob wir überhaupt berechtigt sind, nach Homologien solcher Art zwischen den Larven beider Gruppen zu suchen.

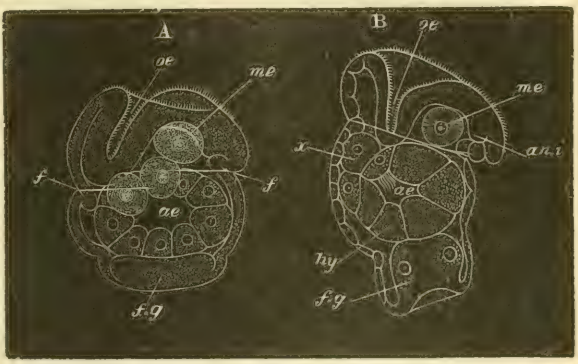


Fig. 730. Zwei spätere Entwicklungsstadien von Pedicellina (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch).
ae Urdarm, *an.i* Aftereinstülpung, *f* Ectodermfalte, *fg* Wimperscheibe, *oe* Oesophagus, *x* Dorsalorgan.

Das Dorsalorgan (Fig. 730 und 731 *x*) hat bisher hinsichtlich seiner Deutung sehr verschiedenartige Schicksale gehabt. Hatschek, welcher sich überzeugt zu haben glaubte, dass in die Bildung dieses Organs ein der Mitteldarmanlage entstammendes entodermales Säckchen eingehe, nahm dasselbe als erste schon in der Larve zur Ausbildung gelangende Knospe in Anspruch.

Doch kann es nach den neueren Untersuchungen von Barrois (No. 1), Harmer (No. 5) und von Seeliger (No. 12) nicht mehr zweifelhaft sein, dass die Knospen erst später (nach erfolgter Festsetzung) und auf andere Weise sich anlegen, dass demnach jene Deutung Hatschek's eine irrtümliche war. Harmer, der das ganz ähnlich gestaltete, mit zwei pigmentirten Augenflecken versehene, zweilappige Dorsalorgan von Loxosoma hinsichtlich seiner Entstehung verfolgt hat, deutet dasselbe als das mit einem Sinnesapparat verbundene, durch Ectodermeinstülpung entstandene Gehirn (obere Schlundganglion) der Larve, welches durch Fasercommissuren mit dem zwischen Mund und After sich ausbildenden Ganglion verbunden sei. Letzteres wird von Harmer als unteres Schlundganglion (dem Pedalganglion der Mollusken vergleichbar) in Anspruch genommen.

In den späteren Stadien bildet sich der als Atrium oder Vestibulum bezeichnete Kelchraum (Fig. 731 *A*, *v*) der Pedicellinalarve aus,

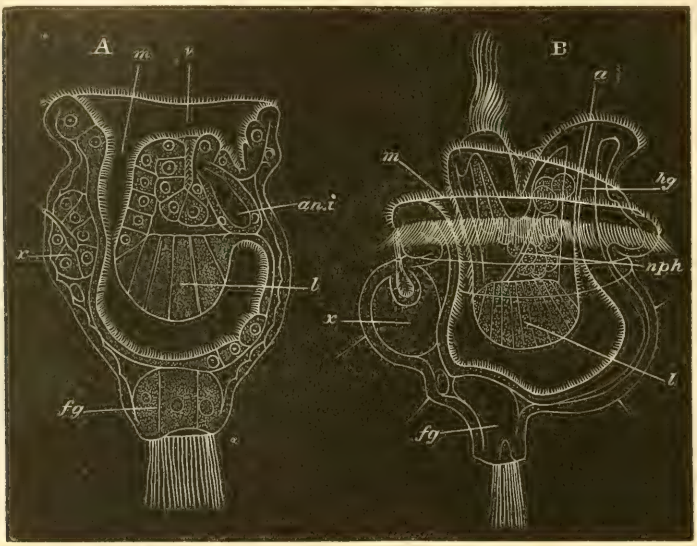


Fig. 731. Zwei spätere Entwicklungsstadien von Pedicellina (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch.

a After, *an.i* Aftereinstülpung, *fg* Wimperscheibe, *hg* Enddarm, *l* Leber, *m* Mund, *nph* Nephridium, *v* Atrium, *x* Dorsalorgan.

indem die mit Wimpern versehene, orale Fläche sich immer mehr und mehr einsenkt. Der Boden des so gebildeten Kelchraumes zeigt bald eine tiefe, zwischen Mund und After sich erstreckende Einsenkung (Fig. 731 *A*), von deren Wand aus (bei Loxosoma) das untere Schlundganglion als einfache Verdickung des Ectoderms seinen Ursprung nehmen soll (Harmer). Die seitlichen Wände dieser Einsenkung trennen dieselbe von einer äusseren Furche im Boden des Kelchraumes, welche hinter dem Analconus herumzieht und nach vorne in die trichterförmige Mundöffnung übergeht. Sie entspricht der Tentakelrinne des ausgebildeten Thieres. Der äussere, verdickte Rand des so entstandenen Kelches schnürt sich nun durch eine Furche von der übrigen Körperoberfläche ab und gewinnt einen als Bewegungsorgan der Larve fungirenden, mächtigen

Wimperkranz (Fig. 731 *B*). Im Allgemeinen entwickelt sich jetzt eine mehr seitlich comprimirte Gestalt der Larve.

Mit der Ausbildung der Muskelfasern zeigt sich eine bedeutende Retractilität der einzelnen Körpertheile. Besonders ist es der Kelchboden, der weit nach aussen vorgestreckt und zurückgezogen werden kann. Ist die Larve im Zustande der grössten Expansion, so sieht man zwei aus der Mündung des Atriums vorragende kegelförmige Zapfen (Fig. 731 *B*). Von diesen trägt der hintere an seinem Scheitel die Afteröffnung (*a*) (Analconus), während der vordere durch einen Schopf langer Geisseln ausgezeichnet ist und, der Lage nach einem Epistom ähnlich, hinter der Mundöffnung und am vorderen Rande der oben erwähnten tiefen Einsenkung gelegen ist.

Von Wichtigkeit für die morphologische Auffassung ist das Vorhandensein eines aus zwei wimpernden Kanälchen bestehenden Excretionsapparates (*nph*), welcher nach Lage und Bau mit dem des ausgewachsenen Thieres (Fig. 734 *ex*) übereinstimmt. Wir werden dasselbe mit der Kopfniere der Annelidenlarve (Trochophora) vergleichen dürfen. Es mündet an einer zwischen dem Epistom und dem Ganglion gelegenen Stelle.

Der Bau dieser Excretionskanäle ist an den ausgebildeten Formen von Loxosoma, Pedicellina und Ascopodaria Gegenstand mehrfacher Untersuchungen gewesen, denen mit Rücksicht auf die Deutung dieses Organs als Kopfniere (Protonephridium, Hatschek) eine gewisse Wichtigkeit beizumessen ist. Indessen sind diese Untersuchungen noch nicht als abgeschlossen zu betrachten. Während Harmer und Foettinger im Anschlusse an Hatschek die Zellen dieses Organs als durchbohrte, das Lumen desselben demnach als ein intracelluläres betrachten, haben sich Ehlers und neuerdings Prouho (No. 9) dieser Ansicht nicht angeschlossen. Nach diesen Autoren liegt das Lumen des Kanales zwischen den Zellen. Nach Ehlers endigt das Kanälchen proximalwärts blind, ohne dass jedoch hier — wie Harmer angab, — eine Wimperflamme zu erkennen wäre. Der neueste Untersucher (Prouho) lässt selbst den blinden Abschluss des Proximalendes in Zweifel gestellt. Nach Foettinger und Ehlers vereinigen sich die beiden Kanälchen zu einem gemeinsamen, unpaaren Mündungsabschnitte.

Metamorphose.

Nach den Angaben der älteren Untersucher (P. J. van Beneden, Hatschek u. A.) erschien es, als wenn die Festheftung der Pedicellinalarve mittelst der Wimperscheibe erfolgte. Dieses Organ sollte dann in die Fussdrüse des Loxosoma-Stadiums übergehen. Es wurde deshalb schon in der Larve gewöhnlich als „Kittdrüse, Sucker oder Saugnapf" oder auf ähnliche Weise bezeichnet. Die Metamorphose hätte dann einfach darin bestanden, dass der apicale Theil der Larve zum Stiel ausgewachsen wäre, während durch das Sprossen von Tentakeln im Vestibulum die Organisation der ausgebildeten Form erreicht worden wäre. Dagegen haben neuere Untersuchungen von Barrois (No. 1), welche durch Harmer (No. 5) bestätigt wurden, das überraschende Resultat ergeben, dass die Festsetzung, wie bei den Ectoprocten, mittelst der Oralseite, und zwar mittelst des Vestibulumrandes erfolgt. Die Larven befinden sich während derselben im Zustande der grössten Retraction (Fig. 732 *A*), wobei selbst die Zellreihe des Wimperkranzes noch in das

Innere des Vestibulums eingezogen wird. Die Oeffnung des letzteren ist sehr eingeengt und schliesst sich bald durch Verwachsung vollständig (Fig. 732 *B*). Es wird auf diese Weise das Vestibulum zu einem rings geschlossenen Sacke umgebildet.

Im weiteren Verlaufe der Metamorphose ändert der Körper der Larve seine Gestalt. Die unteren Parthien verschmälern sich etwas zur Bildung des späteren Stieles (Fig. 732 *B* und *C*), während der obere Theil des Körpers sich zum Köpfchen aufbläht und zunächst besonders nach hinten ausdehnt. Der Körper gewinnt hierdurch ungefähr eine pfeifenähnliche Form (Fig. 732 *C*). Gleichzeitig ändert der Darmkanal sammt dem Vestibulum seine Lage. Die hinteren Parthien desselben treten nach oben. Dadurch erhält der Magen, dessen Hauptaxe ursprünglich horizontal gelagert war, eine mehr schräge Lagerung, welche schliesslich in eine vollkommen senkrechte übergeht. Es ist dann der Oesophagus unten, der Enddarm mit der Analöffnung (*a*) oben gelagert. Der Verlauf dieser Anfangs- und Endtheile des Darmkanals ist nunmehr ein mehr horizontaler.

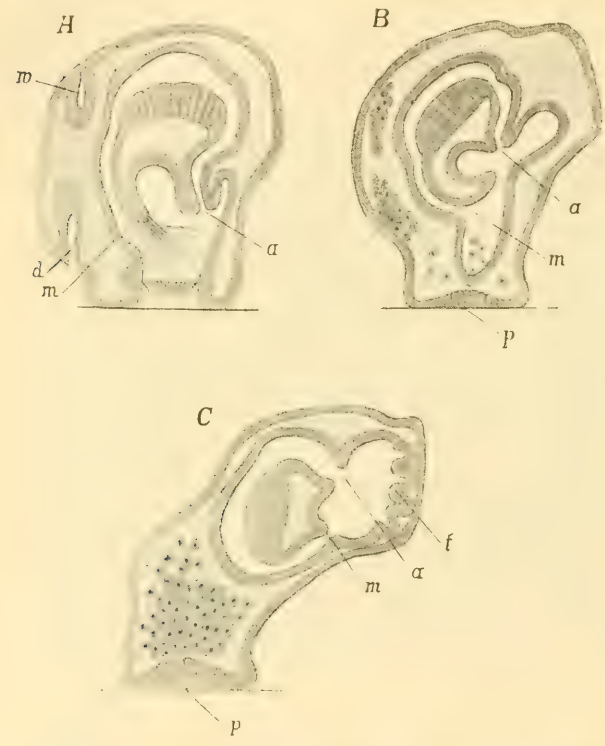


Fig. 732. Drei Stadien der Metamorphose von Pedicellina (nach Harmer).

A Eben festgeheftete Larve.

B Beginn der Umrollung des Darmkanals und theilweise Auflösung der Organe.

C Durchbruch der neuen Atriumöffnung und Entwicklung der Tentakel (*t*).

a Afteröffnung, *d* Dorsalorgan, *m* Mundöffnung, *p* Fussdrüse, *t* Tentakelanlagen *w* Wimperscheibe.

Während dieser Lageveränderung des Darms hat das Vestibulum ursprünglich eine bedeutende Längsstreckung erfahren (Fig. 732 *B*). Später erhält sich bloss ein Theil desselben, indem die untere, im Stiel befindliche Parthie durch Histolyse der Wände zerstört wird. Auch im Bereich der übrigen Theile des Vestibulums und der Darmwand gehen umfangreiche Zerstörungen und histiolytische Processe vor sich. Man kann dann im Lumen des Atriums und im Magen zahlreiche, daherrührende Zelltrümmer liegen sehen. Doch führen diese Processe hier

nicht zu einer Zerstörung des ganzen Organs, sondern es tritt eine Regeneration desselben ein. Dagegen fallen die beiden larvalen Organe (Dorsalorgan *d* und Wimperscheibe *w*) einem vollständigen Zerfall anheim.

Nachdem sich die oben geschilderte Umrollung des Darmkanals um seine Queraxe vollzogen hat, gewinnt das Atrium eine neue Oeffnung nach aussen, indem seine Wand mit der hinteren Parthie der Körperwand verwächst und hierselbst eine spaltförmige Durchbrechung zu Stande kommt. Im nächsten Umkreis dieser Durchbrechung legen sich die ersten Tentakel (Fig. 732 *t*) als Einstülpungen der Wand des Vestibulums an.

Das durch diese Umwandlungen erreichte Stadium von Pedicellina erinnert durch die schiefe Stellung der Kelchöffnung und das Vorhandensein einer als Ectodermverdickung entstandenen Fussdrüse (*p*) an gewisse Loxosomaarten. Erst später gehen diese Charaktere verloren, das Köpfchen schnürt sich deutlicher vom Stiele ab und erhält eine aufrechte Stellung mit apicaler Kelchmündung. Während der Histiolyse der inneren Organe waren zahlreiche Zelltrümmer in die Leibeshöhle gerathen. Diese werden allmählich resorbirt, und die letztere erscheint nun mit sternförmigen Mesenchymzellen erfüllt.

Die Metamorphose der Larve von Loxosoma ist bisher unbekannt geblieben. Doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie im Wesentlichen mit der hier für Pedicellina geschilderten übereinstimmt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Bildung von Knospen spielt im Lebenshaushalt der Entoprocten eine bedeutende Rolle. Bei Loxosoma bilden sich die Knospen in grösserer Anzahl an der Ventralseite des Kelchs, und zwar zu beiden Seiten des Mutterthieres. Die Bildung der Knospen scheint hier in der Art alternirend zu erfolgen, dass die Knospen der rechten und linken Seite im Alter abwechseln. Wenn die Knospen eine gewisse Stufe der Ausbildung erreicht haben, lösen sie sich los, um als festsitzende Solitärformen weiterzuleben.

Bei Pedicellina echinata geht die Bildung neuer Knospen von einem basalen Stolo aus; da die Knospen ihren Zusammenhang mit der mütterlichen Form beibehalten, so kommt es hier zur Ausbildung mehr oder weniger umfangreicher Stöcke. Die Entwicklung der Colonie ist eine im Wesentlichen bilateral-symmetrische. Der Stolo entwickelt sich vom unteren Stielende des ältesten Individuums der Colonie, und zwar von der Analseite desselben (nach Seeliger). An dem Stolo sind die Knospen in der Weise angereiht, dass die Medianebene der Knospen mit der des Mutterthieres übereinstimmt. Die jüngsten Knospen finden sich am fortwachsenden Ende des Stolo. Jede Knospe entwickelt sich an der Oesophagusseite der nächst älteren Knospe. In selteneren Fällen wurde bei Pedicellina echinata auch eine seitliche Verästelung des Stolo beobachtet (Seeliger, Ehlers). Eine solche ist dagegen bei anderen Formen (Ascopodaria) verbreitet.

Der Stolo bildet sich durch einfaches Auswachsen der beiden im Stiel vorhandenen Keimschichten, des Ectoderms und des Mesenchyms (Harmer, Seeliger). Es ergiebt sich hieraus, dass auch die am Stolo sich bildenden Knospen ihren Ursprung ausschliesslich diesen beiden Keimschichten verdanken. Die Ansicht Hatschek's, dass in die Bildung jeder Knospe ausser diesen Bestandtheilen noch ein Entodermsäckchen

mit eingehe, welches durch Abschnürung von der Mitteldarmanlage des nächst älteren Individuums entstanden sei, muss nach den Untersuchungen Harmer's und Seeliger's als irrthümlich betrachtet werden. Nach deren Angaben verläuft die Entstehung der Knospe unter Erscheinungen, welche sehr an die Bildung des Polypids der Ectoprocten erinnern. Die erste Anlage der Knospe ist eine durch Wucherung der beiden Keimschichten bedingte Vortreibung (Fig. 733 *A*, bei *st*), an deren Spitze es bald zur Ausbildung einer Ectodermeinstülpung kommt (Fig. 733 *B*). Das so entstandene Säckchen schnürt sich bald in zwei Theile ab (Fig. 733 *A*), von denen der grössere, vordere Theil die Anlage des Atriums (*a*), der kleinere hintere die des gesammten Darmkanals (*i*) darstellt. Auch hier soll demnach der Mitteldarm keinen selbstständigen entodermalen Ursprung haben. Die Stelle, an welcher die Communication zwischen den beiden Theilen des Säckchens erhalten bleibt, wird zur späteren Mundöffnung, während die Ausbildung des Hinterdarms und der Analöffnung erst secundär erfolgt. In dieser Hinsicht würde das Verhalten der Knospung der Entoprocten von dem der Ectoprocten abweichen, wo zunächst die anale Communication des Atriums mit dem Mitteldarm hergestellt ist (vgl. oben pag. 1212). Eine am Grunde des Atriums zwischen Mund und Afteröffnung sich bildende Ausstülpung führt zur Entstehung des Ganglions, das sich bald als solide, im Inneren Punktsubstanz enthaltende Zellmasse vom Verband des Ectoderms loslöst. Die Tentakeln entstehen durch Einstülpung der Atrialwand.

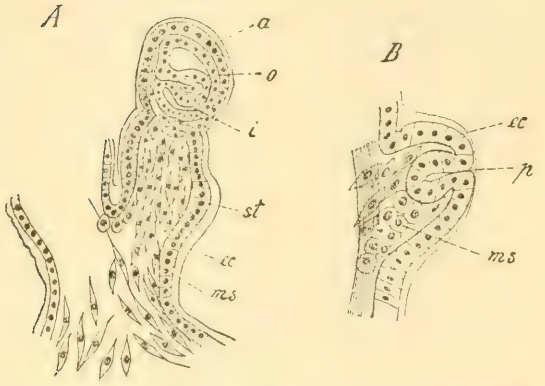


Fig. 733. Knospung bei Pedicellina (nach Seeliger).

A Stück eines Stolos mit einer ganz jungen Knospenanlage (bei *st*) und einer älteren, an welcher die Trennung von Atrium (*a*) und Darmanlage (*i*) bereits zu erkennen ist.

B Knospe mit einfacher Polypideinstülpung (*p*, gemeinsame Anlage von Atrium und Darmkanal).

a Atrium, *ec* Ectoderm, *i* Darmanlage, *ms* Mesenchym, *o* Mund, *p* Polypidanlage, *st* junge Knospenanlage.

Die bereits von J. Reid und Anderen beobachtete freiwillige Abstossung des Köpfchens und darauffolgende Regeneration desselben vom Stielende aus ist ebenfalls neuerdings von Seeliger eingehender untersucht worden. In dem abzustossenden Köpfchen scheinen vor der Abtrennung ausgedehnte Rückbildungsprocesse vor sich zu gehen. Das Stielende weist nach erfolgter Abstossung dieselbe Zusammensetzung aus zwei Keimschichten auf, die wir am Stolo bemerken konnten, und thatsächlich erfolgt die Ausbildung des neuen Köpfchens unter ganz den gleichen Verhältnissen und Vorgängen, wie die Entwicklung einer Knospe am Stolo. Die spontane Abstossung des Köpfchens und dessen Regeneration erinnert an die Rückbildung und Neubildung des Polypids bei den Ectoprocten.

Die Knospung von Loxosoma verläuft nach den neueren Untersuchungen Seeliger's (No. 13) ganz in der gleichen Weise, wie wir dies

oben für Pedicellina geschildert haben. Auch hier liefert eine Einstülpung des Ectoderms die gemeinsame Anlage des Atriums und des Darmkanals, während das Mesoderm den einwandernden Mesenchymzellen des Mutterthieres entstammt. In der Regel ragt die junge Knospe frühzeitig als ein Auswuchs des Mutterthieres nach aussen vor, doch bestehen bezüglich der Befestigungsweise der Knospen bei den einzelnen Arten gewisse Unterschiede. Während die Knospen von Loxosoma singulare, Raja, cochlear und Phascolosomatum mit dem unteren Fussende an dem Mutterthiere befestigt erscheinen, befindet sich bei L. Kefersteinii nach Nitsche und Claparède die Befestigungsstelle auf der Rückenseite der Knospen auf der Grenze von Fuss und Rumpf als sog. Knospennabel. Der Stiel wächst demnach hier als ein freier Vorsprung des Körpers hervor. Nach den Mittheilungen Prouho's ist die Knospung von Loxosoma (Cyclatella) annelidicola zunächst eine innere, indem die junge Knospe in einer nach Art einer Amnionhöhle ausgebildeten Ectodermeinsenkung zur Entwicklung kommt. Aehnlich scheint die Knospenentwicklung bei Loxosoma Raja abzulaufen, wodurch O. Schmidt veranlasst wurde, die Knospenentwicklung bei Loxosoma auf eine parthenogenetische Entwicklung zurückzuführen.

Allgemeines.

Bei Behandlung der Frage nach der verwandtschaftlichen Stellung der Entoprocten müssen wir von einer Betrachtung der freischwärmenden Pedicellinalarven ausgehen. Dieselbe lässt sich ziemlich ungezwungen auf das Schema der Trochophora zurückführen. Es entspricht dann der Wimperreifen der Pedicellinalarve dem präoralen Wimperkranz der Trochophora, während die hinter demselben gelegene Region der Larve zur Bildung des Atriums eingestülpt ist. Bei einer solchen Zurückführung sind wir genöthigt, die kurze, zwischen Mund- und Afteröffnung sich erstreckende Linie als die ventrale Medianlinie der Entoproctenlarve aufzufassen. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht die Lage des Blastoporus.

Wir haben bei dem Vergleiche der Entoproctenlarve mit der Trochophora die Scheitelplatte unberücksichtigt gelassen. Ob die Deutung Harmer's, welcher in dem Dorsalorgan (*x*) das Gehirn der Larve und das Aequivalent der Scheitelplatte erblickt, durch Beobachtungen genügend gestützt ist, wollen wir einer späteren Nachuntersuchung anheimstellen. Ausser mit der Trochophora bietet die Entoproctenlarve mannigfache Vergleichspunkte mit den Larven der Ectoprocten, die sich ja auch auf die Trochophoraform zurückführen lassen. Doch haben wir schon oben (pag. 1257) darauf hingewiesen, dass letzterer Vergleich im Einzelnen auf Schwierigkeiten stösst.

Von grösster Wichtigkeit für die Auffassung der ausgebildeten Pedicellina (Fig. 734) ist nun eine genaue Betrachtung der Metamorphose, wie sie uns durch Barrois und Harmer bekannt geworden ist. Es ergiebt sich hierbei, dass die relativen Lagerungsverhältnisse des Mundes, der Afteröffnung, des Darmkanals, Ganglions und der Nephridialkanäle während der Metamorphose keinerlei Aenderung erfahren. Die Metamorphose besteht bloss in der Drehung des gesammten in Rede stehenden Organcomplexes um eine quere Axe. Eine eingreifende Aenderung macht ausschliesslich das Vestibulum durch, welches zum Theil sich erweitert und zum Theil rückgebildet wird und eine neue Ausmündung gewinnt. Es geht also aus einer genauen Betrachtung der Pedicellina-Metamorphose hervor, dass die ausgebildete Form hier im Wesentlichen

noch auf der Organisationsstufe des Trochophora-Stadiums verharrt. Wir sehen uns demnach genöthigt, die kurze, zwischen Mund und Afteröffnung der ausgebildeten Entoprocten sich erstreckende Linie als die ventrale Medianlinie zu betrachten. Denn sie entspricht noch immer direct jener Stelle, an welcher der spaltförmige Blastoporus zum Verschlusse kam. Dann müssten wir consequenter Weise das an dieser Stelle gelegene Ganglion (*n*) als ein der Ventralseite angehöriges, unteres Schlundganglion auffassen. Ebenso dürften wir dann vielleicht den Tentakelkranz (*t*) der ausgebildeten Form auf den präoralen Wimperkranz der Larve zurückführen.

Aus den angeführten Ueberlegungen scheint uns hervorzugehen, dass die Entoprocten trotz vieler, merkwürdiger Uebereinstimmungen sich auf keine Weise mit den Bryozoen (Ectoprocten) vergleichen und vereinigen lassen. Wir betrachten sie als eine völlig selbstständige Gruppe und schliessen uns demnach in dieser Hinsicht an Hatschek (Lehrb. d. Zool. pag. 40) an. Ebenso sicher als die oben gegebene Orientirung für die Entoprocten festzustehen scheint, scheint uns die durch den Vergleich mit Phoronis gestützte entgegengesetzte Auffassung der Ectoprocten. Bei dieser Gruppe ist die Mund-Afterlinie dorsal, das Ganglion ein supraösophageales, und der Tentakelkranz ein postoraler. Es würden demnach in beiden Gruppen die Ganglien und die Tentakelkränze nicht homolog sein. Rechnen wir noch weitere Unterschiede des Baues hinzu [den Mangel einer Leibeshöhle bei den Entoprocten, die Lage der Afteröffnung, die charakteristischen, nach dem Typus der Kopfniere gebauten Nephridien (*ex*)], so ergeben sich genügende Gründe, um Entoprocten und Ectoprocten völlig von einander zu trennen.

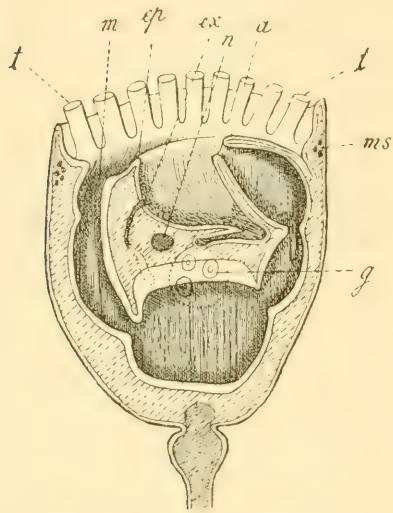


Fig. 734. Schematischer Medianschnitt durch eine ausgebildete Pedicellina (nach Ehlers).

a After, *ep* epistomähnliche Mundfalte, *ex* Excretionsorgan, *g* Geschlechtsapparat, *m* Mund, *ms* Fasern des Ringmuskels, *n* Nervensystem, *t* Tentakeln.

Wir dürfen aber nicht ausser Augen lassen, dass die Basis, auf welcher unsere obige Ansicht von der Stellung der Entoprocten beruht, ziemlich beträchtlicher hypothetischer Elemente nicht entbehrt. Ausschlaggebend für die Abtrennung von den Ectoprocten sind zwei Beobachtungen äusserst schwieriger Natur (die der Metamorphose und die des Baues der Nephridien), bei denen Irrthümer nicht ausgeschlossen sind. Bis daher nicht weitere, bestätigende Untersuchungen vorliegen, wird die Stellung der Entoprocten nur eine provisorische sein können. Wir glaubten deshalb, dieselben, wenn auch als selbständige Gruppe, im Anhange der Molluscoiden behandeln zu sollen.

Litteratur.

1. **Barrois, J.** *Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. Nat. (7). Tom. 1. 1886.*
2. **Ehlers, E.** *Zur Kenntniss der Pedicellinеen. Abhandl. der kgl. Gesellschaft der Wissensch. Göttingen. 36. Bd. 1890.*
3. **Foettinger, A.** *Sur l'Anatomie des Pédicellines de la côte d'Ostende. Arch. Biol. Tom. 7. 1887.*
4. **Harmer, S. F.** *On the structure and development of Lozosoma. Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 25. 1885.*
5. **Harmer, S. F.** *On the life history of Pedicellina. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27. 1887.*
6. **Hatschek, B.** *Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschrift f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*
7. **Joliet, L.** *Organe segmentaire des Bryozoaires entoproctes. Arch. Zool. Expér. Tom. 8. 1879–80.*
8. **Nitsche, H.** *Beitr. u. s. w. II. Ueber den Bau und die Knospung von Lozosoma Kefersteinii. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 25. Suppl.*
9. **Prouho, H.** *Contributions à l'histoire des Lozosomes. Arch. Zool. Expér. (2). Tom. 9. 1890.*
10. **Salensky, M.** *Études sur les Bryozoaires entoproctes. Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 5. 1877.*
11. **Schmidt, O.** *Die Gattung Lozosoma. Arch. f. Micr. Anat. Bd. 12. 1876.*
12. **Seeliger, O.** *Die ungeschlechtliche Vermehrung der entoprocten Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 49. Bd. 1889.*
13. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*
14. **Uljanin, B.** *Zur Anatomie und Entwicklung der Pedicellina. Bull. Soc. Imp. des Natural. Moscou. 1870.*
15. **Vogt, C.** *Sur le Lozosome des Phascolosomes. Arch. Zool. Expér. Tom. 5. 1876.*

XXXV. Capitel.

TUNICATEN.

Systematik:

- A. Perennichordata. (Appendicularia).
- B. Caducichordata.
  - a. **Ascidiacea**
    - I. Ascidiae (Nach den Verhältnissen der Knospung als Asc. simplices, sociales und compositae unterschieden, welche Gruppen jedoch keine natürlichen zu sein scheinen.)
    - II. Pyrosomidae.
  - b. **Thaliacea**
    - I. Dolioldae.
    - II. Salpidae.
    - III. Octacnemidae. Festsitzende Formen von achtstrahliger, lucernariaähnlicher Körpergestalt, welche sich durch das Vorhandensein eines Nucleus den Salpen anschliessen; vom Challenger aufgefunden.

I. Entwicklung aus dem Ei.

1. Appendicularien.

Ueber die Entwicklung der Appendicularien ist bisher fast nichts bekannt, da die kleinen frei abgelegten Eier schwer zu bekommen und für Untersuchungen äusserst ungünstig sind. Doch machen Fol (No. 1) und Kowalevsky (Abhandlung über Amphioxus) die Bemerkung, dass die Entwicklung dieser Formen sehr mit der Ascidienentwicklung übereinstimmt. Die paarigen Athemröhren der Appendicularien bilden sich in der gleichen Weise, wie die erste Kiemenspalte in der Ascidienlarve (vgl. unten pag. 1292), indem jederseits eine Ectodermeinstülpung angelegt wird, welcher ein Divertikel des Pharyngealsackes entgegenwächst, bis sich die blinden Enden berühren. An dieser Stelle tritt sodann eine Durchbrechung auf.

2. Ascidien.

A. Eiablage, Befruchtung, Eihüllen.

Die Eier der meisten solitären Ascidien werden bald, nachdem sie durch den Oviduct in die Cloake gelangt sind, in das umgebende Wasser ausgestossen, in welchem sie — durch die grossen, schaumigen Follikelzellen (Fig. 736 *c*) flottirend erhalten — die Embryonalentwicklung durchlaufen. Die Befruchtung scheint hier meist in der Cloake oder erst nach erfolgter Eiablage vor sich zu gehen. Eine Ausnahme macht die Gattung Cynthia, sowie auch Lithonephria (nach Giard), bei denen die Embryonalentwicklung im Cloakenraume des mütterlichen Körpers durchlaufen wird. In ähnlicher Weise geht auch bei den Clavellinen und bei sämmtlichen Synascidien die Embryonalentwicklung bis zum Ausschwärmen der freischwimmenden geschwänzten Larve in dem Peribranchialraum des Mutterthieres oder in eigenen, als Brutraum bezeichneten Divertikeln dieses Raumes vor sich. Die Synascidien zeichnen sich gegenüber den solitären Ascidien durch den beträchtlichen Dotterreichthum des Eies aus. Neuerdings wurde durch Salensky (No. 49) bei einigen Aplididae (Amaroecium, Circinalium, Fragarium) die Ausbildung einer als Placenta bezeichneten Verwachsung des Embryos mit der Cloakenwand des Mutterthieres beobachtet, an welcher sich eine Verdickung der Cloakenwand (Placenta materna), ferner das den Embryo umhüllende Follikelepithel und eine Ansammlung von Testazellen (Kalymmocyten) betheiligt.

Die Ascidien sind Hermaphroditen. In den meisten Fällen erscheint allerdings durch die ungleichzeitige Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte Selbstbefruchtung verhindert zu sein, während sie in anderen Fällen, in denen beiderlei Geschlechtsproducte gleichzeitig zur Entwicklung kommen, nicht ausgeschlossen ist.

Die reifen Eier der Ascidien erscheinen zu Beginn der Embryonalentwicklung von einem complicirten System von Hüllen umgeben, welche wir als Derivate des ursprünglichen Eifollikels zu betrachten geneigt sind. Wir schliessen uns nach dieser Hinsicht an Kowalevsky, dessen Ansichten später von Van Beneden und Julin (No. 10) sowie von Morgan (No. 46) bestätigt wurden, an, müssen jedoch hervorheben, dass die Ansichten über die Entstehung dieser Hüllen noch äusserst controverser Natur sind. Dieselben sollen in dem Capitel „Eibildung" des allgemeinen Theiles eingehendere Berücksichtigung erfahren.

Ganz junge, noch im Ovarium befindliche Eier erscheinen an ihrer Oberfläche von einem aus wenigen, niedrigen Zellen bestehenden Plattenepithel (Fig. 735 *A*, *c*) umhüllt. Die Elemente dieses primären Follikelepithels (*c*) entstammen indifferenten Zellen des Keimepithels, welche die jungen, zur Entwicklung kommenden Eizellen umhüllen (Van Beneden und Julin). Frühzeitig scheint an der äusseren Oberfläche des Follikelepithels eine structurlose Basalmembran (*a*) abgeschieden zu werden. Während die Follikelzellen sich durch Theilung vermehren, so dass sie bald eine aus kubischen Zellen bestehende Hohlkugel darstellen, wandern einzelne dieser Zellen in das Innere dieser Blase (Fig. 735 *B*, *c*), so dass sie sich an die Oberfläche des Eies anlagern, sich in dieselbe hineindrücken, oder wohl auch vollständig in die oberflächlichste Schicht des Dotters hineingerathen. Diese Zellen, welche sich meist durch ihre gelbliche Färbung auszeichnen, hat man

als Testazellen (*e*) bezeichnet, weil man der irrthümlichen Ansicht war, dass aus ihnen die Zellen des Cellulosemantels (Testa) der ausgebildeten Ascidie hervorgehen, eine Auffassung, welche durch die Untersuchungen von Oskar Hertwig (No. 25) widerlegt wurde. Diese Testazellen, welche bald an Zahl ausserordentlich zunehmen, bilden zunächst eine innere, epithelähnliche, an der Oberfläche des Eies gelegene Schicht, die Testazellenschicht (Fig. 735 *C*, 736 *e*). In späteren Stadien fallen sie einem Degenerationsprocesse anheim. Sie verlieren dann ihre regelmässige Anordnung und erscheinen vereinzelt in einer an der Oberfläche des Eies ausgeschiedenen Gallertmasse eingebettet. Es wird dann der ihnen ursprünglich zukommende Zellcharakter undeutlicher, daher einzelne Autoren (Semper, Fol) ihnen die Zellnatur überhaupt abgesprochen haben. Nach Ausbildung der Testazellenschicht wird zwischen dieser und dem eigentlichen Follikelepithel eine structurlose Membran (Fig. 735, 736 *d*) abgeschieden, welche wir, da sie wohl von den Follikelzellen erzeugt ist, als Chorion bezeichnen dürfen.

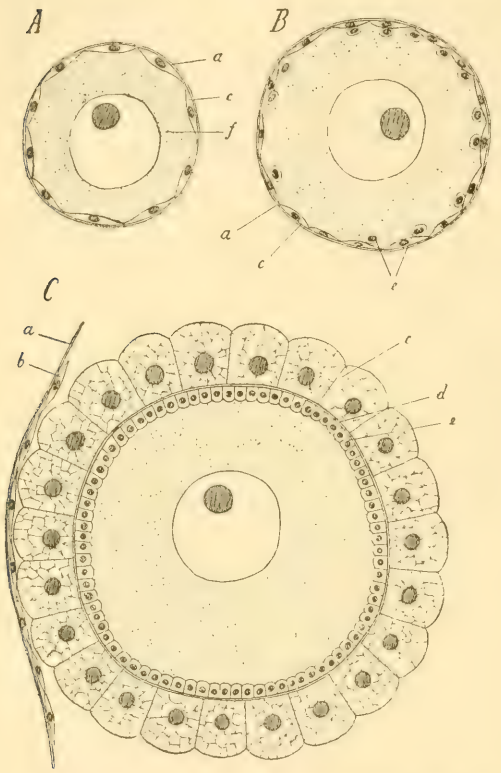


Fig. 735. Drei Entwicklungsstadien des Eies von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky, mit einigen Veränderungen nach Kupffer, Fol u. A.). *a* Basalmembran des Follikels, *b* oberflächliche Plattenepithelschicht, *c* Follikelzellen, *d* Chorion, *e* Testazellen, *f* Eizelle.

Inzwischen hat sich auch an der äusseren Oberfläche des Follikels, der Basalmembran dicht anliegend, ein zartes äusseres Plattenepithel (Fig. 735 *C*, *b*) ausgebildet, welches wahrscheinlich als eine äussere Schicht von Follikelzellen zu betrachten ist. Diese Schicht nebst der Basalmembran erscheint hinfällig und wird an den abgelegten Eiern vermisst.

Bei den solitären Ascidien, welche ihre Eier ablegen, nehmen die Zellen des eigentlichen Follikelepithels später einen eigenthümlichen Charakter an. Ihr Protoplasma erfüllt sich mit zahlreichen Vacuolen (Fig. 735 *C*, 736 *c*), so dass es einen schaumigen Anblick gewährt. Die Zellen vergrössern sich und wachsen zu papillenähnlichen Gebilden aus (Fig. 736 *c*), welche das Ei im Seewasser schwebend erhalten.

Das reife Ascidienei besitzt sonach folgende, von aussen nach innen geordnete Hüllen:

a. die Basalmembran des Follikels.

b. das äussere Plattenepithel.
c. das eigentliche Follikelepithel (Schaumzellenschicht).
d. das Chorion.
e. die Testazellenschicht.

Nach Chabry (No. 13) soll zu den genannten Hüllen noch eine weitere, feine sructurlose Membran hinzukommen, welche die äussere Oberfläche der Testazellenschicht überkleidet. Bei den solitären Ascidien wird nach erfolgter Eiablage durch Aufnahme von Seewasser der Abstand des Chorions von der Eioberfläche beträchtlich vergrössert (Fig. 736), wobei die an der Oberfläche des Eies ausgeschiedene Gallerte aufquillt.

Es sei hier in Kurzem der von der obigen Darstellung abweichenden Ansichten über die Entstehung der Eihüllen der Ascidien Erwähnung gethan. Nach Sabatier, Fol (No. 21) und Roule (No. 47) sollen die Follikelzellen von der jungen Eizelle selbst producirt werden. Fol und Roule nehmen hiefür einen von dem Keimbläschen ausgehenden Knospungsprocess in Anspruch, während Sabatier die Follikelzellen nach Art einer freien Zellbildung im Dotter entstehen lässt. Dass thatsächlich an dem Keimbläschen des jungen Ascidieneies eine Abschnürung von Chromatinelementen vorkommt, scheint sichergestellt, doch möchten wir uns der Ansicht zuneigen, dass dieser Process weder mit der Entstehung der Follikelzellen noch mit der der Testazellen etwas zu thun hat. Für letztere wurde eine derartige Entstehung von Roule und Davidoff (No. 14) angenommen, während eine Reihe von Autoren (Semper, Fol, Sabatier u. A. im Anschlusse an Kupffer No. 34) die Testazellen frei im Protoplasma des Eies sich bilden lassen.

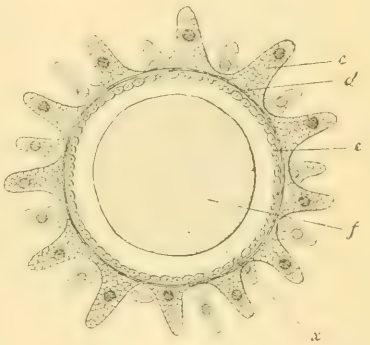


Fig. 736. Reifes Ei aus dem Oviduct von Ascidia canina (nach Kupffer).
c Follikelzellen (Schaumzellen), *d* Chorion, *e* Testazellenschicht, *f* Eizelle, *x* Gallerte.

Vergleichsweise sei hier erwähnt, dass auch die Eier der Appendicularien im Ovarium von einem Follikel umhüllt sind (A. B. Lee, Davidoff). Sie werden aber vollkommen nackt abgelegt. Erst nach der im Seewasser vor sich gehenden Befruchtung umhüllen sie sich mit einem zarten Dotterhäutchen (Fol No. 21).

B. Furchung.

Die freischwimmenden, geschwänzten Larven der Ascidien waren bereits den älteren Autoren bekannt und wurden von Milne-Edwards, P. J. Van Beneden u. A. genauer beschrieben. Dagegen geht unsere Kenntniss der Embryonalentwicklung der Ascidien auf die Untersuchungen von Kowalevsky (No. 29 und 30) zurück, welche bald durch weitere Beiträge von Kupffer (No. 34 und 35) und Metschnikoff (No. 41 ergänzt wurden. Von späteren Untersuchungen sind die von Seeliger (No. 50), sowie von Van Beneden und Julin (No. 7—10) zu nennen, während die Entwicklung der dotterreichen Eier der Synascidien in

Maurice und Schulgin (No. 39), sowie in Davidoff (No. 14) ihre Bearbeiter gefunden hat.

Die Furchung der Ascidien ist eine totale und kann mit Rücksicht auf den Umstand, dass die Blastomeren anfangs sowohl hinsichtlich ihrer Grösse als auch ihrer Structur nach nur unbeträchtliche Unterschiede aufweisen, als eine nahezu äquale bezeichnet werden. Der Terminus „adäquale Furchung", mit welchem Hatschek die Furchungserscheinungen des Amphioxus belegte, liesse sich auch auf die sehr ähnlichen Vorgänge am Ascidienei anwenden. Allerdings machen sich gewisse charakteristische Unregelmässigkeiten bemerkbar, welche auf ein frühzeitiges Auftreten von Differenzirungen, die in späteren Stadien von Wichtigkeit werden, zurückzuführen sind.

Die zuerst auftretende Furche, welche das Ei in zwei gleiche Hälften theilt, entspricht der Symmetrieebene, und die zwei aus dieser Theilung resultirenden Blastomeren der späteren rechten und linken Körperhälfte (Seeliger, Van Beneden und Julin). Schon von diesem Stadium an bleibt die bilaterale Symmetrie des Embryos durch alle folgenden Entwicklungsstadien deutlich erkennbar. Die nächste auftretende Furche ist

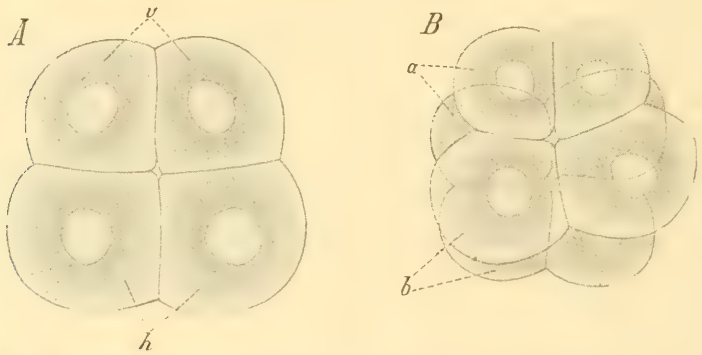


Fig. 737. Zwei Furchungsstadien von Clavellina (nach Seeliger).

A vierzelliges Stadium in der Ansicht von oben. Die beiden kleineren Zellen *v* entsprechen nach Seeliger der vorderen, die grösseren Zellen *h* der hinteren Körperhälfte.

B Seitenansicht des achtzelligen Stadiums. *a* Blastomeren der animalen, *b* Blastomeren der vegetativen Hälfte.

ebenfalls eine Meridionalfurche, welche auf die zuerst gebildete senkrecht gestellt ist. Die so entstandenen vier Blastomeren (Fig. 737 *A*), sind nicht völlig von gleicher Grösse, sondern es lassen sich zwei grössere (*h*) und zwei etwas kleinere (*v*) unterscheiden. Nach der Orientirung, welche die Autoren gewöhnlich den Furchungsstadien der Ascidien geben, würde die in Rede stehende Theilungsebene eine transversale Richtung einnehmen, derart, dass (nach Van Beneden und Julin) die beiden grösseren Blastomeren der späteren vorderen, die beiden kleineren der späteren hinteren Körperhälfte entspächen, während Seeliger das entgegengesetzte Verhalten angibt (Fig. 736 *A*). Bei Distaplia sind nach Davidoff die vier Blastomeren noch völlig von gleicher Grösse.

Die dritte Theilungsebene ist eine äquatoriale und trennt in dem nun folgenden achtzelligen Stadium (Fig. 737 *B*) vier kleinere Furchungskugeln von vier grösseren ab. Nach der Auffassung der Autoren soll

durch diese Theilung die spätere ventrale Körperhälfte von der dorsalen getrennt werden. Die vier kleineren Furchungskugeln (*a*), welche dem animalen Pole näher liegen und die ventrale Körperfläche repräsentiren sollen, sind rein ectodermalen Charakters, während die vier grösseren Blastomeren (*b*), welche der vegetativen, und nach der Ansicht der Autoren, späteren dorsalen Körperhälfte angehören, nach Van Beneden und Julin gemischten Charakter haben. Aus ihnen gehen durch Theilung die grossen Entodermzellen hervor, während gleichzeitig kleinere Ectodermelemente von ihnen abgeschnürt werden, welche sich denen der ectodermalen Körperhälfte zugesellen. Dagegen sollen diese Zellen nach Seeliger und Davidoff rein entodermaler Natur sein.

Schon in diesem Stadium können wir gewisse Lageverschiebungen der Blastomeren beobachten, welche die Regelmässigkeit des späteren Furchungsablaufes beeinträchtigen. Diese Regelmässigkeit erscheint auch dadurch gestört, dass sich von nun an die Ectodermzellen rascher theilen, als die gemischten resp. entodermalen Elemente. Immerhin können wir noch ein durch Auftreten von Meridionalfurchen erreichtes sechzehnzelliges Stadium, ein durch weitere äquatoriale Theilung zu Stande gekommenes zweiunddreissigzelliges, sowie ein späteres vierundsechzigzelliges Stadium unterscheiden. Hinsichtlich der genaueren Details des Furchungsablaufes müssen wir den Leser auf die Untersuchungen von Seeliger (No. 50), Van Beneden und Julin (No. 8), sowie Chabry (No. 12 und 13) verweisen.

Schon im vierzelligen Stadium war das Auftreten einer entsprechend dem animalen und vegetativen Pole geöffneten Furchungshöhle bemerkbar. Im sechzehnzelligen Stadium erscheint dieselbe allseitig geschlossen. In den späteren Stadien verschwindet sie (Fig. 738 *A*, *f*) unter dem Einflusse einer von den Polen her sich geltend machenden Abflachung des Embryos, welche besonders an der entodermalen Körperhälfte deutlich ist, und welche der Einstülpung dieser Zellschicht zur Bildung des Gastrulastadiums vorhergeht.

C. Keimblätterbildung. Anlage des Medullarrohrs und der Chorda.

Durch die zuletzt geschilderten Veränderungen ist der Embryo aus dem Blastulastadium in eine Form übergeführt worden, welche wir mit Bütschli als Placula (Fig. 738 *A*) bezeichnen könnten. Von den beiden Zellschichten, welche den linsenförmigen Embryo jetzt zusammensetzen, ist die entodermale (*en*) aus grösseren, höheren Zellen aufgebaut, während die kleinzellige Ectodermschicht (*ec*) die erstere bereits haubenartig überdeckt. In einer zwischen beiden Zellenschichten vorhandenen Spalte (*f*) erkennen wir den Ueberrest der flachgedrückten Furchungshöhle. Der nun folgende Gastrulationsact (Fig. 738 *B* und *C* und Fig. 739) ist im Wesentlichen auf eine Einkrümmung des zweischichtigen Embryos zurückzuführen, wobei die Abflachung des Entodermzellfeldes in eine Einstülpung übergeht, während die Ectodermschicht sich immer mehr an der Oberfläche des Embryos ausbreitet. Man hat daher vielfach die Gastrulation der Ascidien als eine Zwischenform zwischen der epibolischen und der Invaginationsgastrula hingestellt.

Das so entstandene Gastrulastadium (Fig. 738 *C*) weist im Allgemeinen Mützenform auf. Die gewölbte Seite desselben ist mit den kleinen Ectodermzellen bedeckt, welche aus den Furchungskugeln der

animalen Hälfte hervorgegangen sind, während die abgeflachte Körperseite von dem grossen rundlichen Blastoporus eingenommen erscheint. Diese Seite soll sich in die spätere Rückenfläche des Embryos, die gewölbte Seite dagegen in die Bauchfläche desselben verwandeln.

Wenn wir das obengeschilderte Gastrulastadium (Fig. 739 *A*) nach jener Hauptaxe, welche den animalen mit dem vegetativen Pole des Eies und der ersten Furchungsstadien (*a*—*b*) verbindet, orientiren, so ergibt sich, dass jene Hauptaxe durch den Scheitel der Wölbung einerseits und durch den Mittelpunkt des Urmundes andererseits verlaufen wird. Dagegen müsste die spätere Längsaxe des Körpers eine zu der genannten Hauptaxe senkrechte Richtung einnehmen, da ja der Blastoporus nach der Ansicht der Autoren der späteren Rückenfläche entsprechen soll. Es würde dies ein Verhalten sein, welches von dem der übrigen Bilaterien abweicht, bei denen jene Primäraxe der Lage nach der späteren Längsaxe ungefähr entspricht. Erst durch eine secundäre Verschiebung gelangt der Blastoporus von dem vegetativen Pole des Embyros, an welchem sich nun das hintere Körperende ausbildet, nach einer Längsseite desselben. Nach dieser Orientirung würde die Dorsal- und Ventralseite an den ersten Entwickelungsstadien der meisten Bilaterien eine meridionale Lagerung einnehmen. Wir dürfen nach dem Gesagten auch für die Ascidien vermuthen, dass die Verlagerung des Blastoporus nach der Dorsalseite des Körpers erst das Resultat einer in den späteren Gastrulastadien stattfindenden Wachsthumsverschiebung ist, wie dies auch durch die Orientirung in Fig. 739 *A*—*C* angedeutet ist. Der Vergleich mit der Amphioxusentwickelung ist geeignet, diese Vermuthung in gewisser Weise zu stützen (vgl. unten pag. 1432). Es würde nach dieser Auffassung die Orientirung, welche die Autoren den Furchungsstadien geben, indem sie die animale Hälfte auf die spätere ventrale Körperhälfte beziehen und umgekehrt die vegetative auf die spätere dorsale, als eine nicht ganz zutreffende betrachtet und nur unter gewissen Einschränkungen zugelassen werden können.

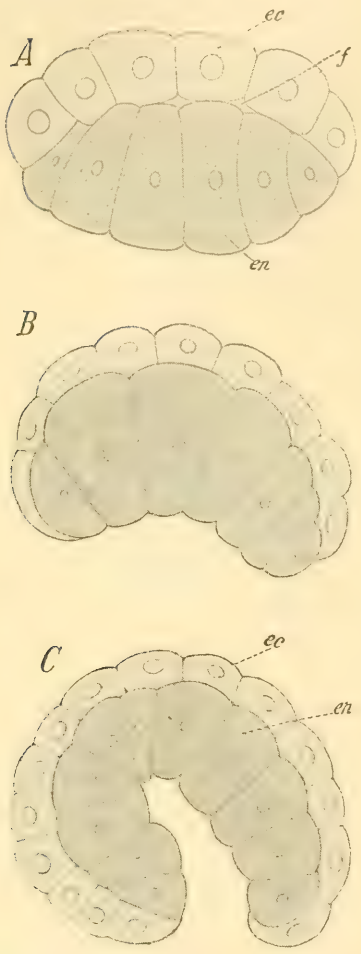


Fig. 738. Gastrulation bei Clavellina (nach Seeliger).
A Placulastadium, *B* beginnende, *C* vollendete Einstülpung (Medianschnitte).
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle.

Das Gastrulastadium weist schon im Anfange einen durch die Vertheilung der Zellen deutlich erkennbaren bilateral-symmetrischen Bau

auf. In späteren Stadien wird die bilaterale Symmetrie noch bemerkbarer durch den Umstand, dass das spätere Vorderende des Körpers sich durch eine stärkere Krümmung der beiden Körperschichten (Fig. 739 *B*) hervorhebt. Diese steht in Zusammenhang mit der allmählichen Verkleinerung des Blastoporus, welche sich an der Rückenseite des Embryos in der Weise geltend macht, dass der letzte Rest nahe dem hinteren Körperende gelegen ist (Fig. 739 *C*). Während der Blastoporus ursprünglich eine weite ovale Oeffnung darstellt, erscheint er in späteren Stadien herzförmig, um schliesslich in eine kleine, hintere Offnung überzugehen (Fig. 740 *b*—*b''*). Diese Verengerung des Blastoporus wird hauptsächlich durch eine Lageverschiebung seines vorderen Randes und seiner Seitenränder bewirkt, während sein Hinterrand unverändert bleibt. Die Verhältnisse sind hier ganz ähnliche, wie bei Amphioxus. Wir werden hier einen von vorne nach hinten fortschreitenden Verschluss des ursprünglich nach der ganzen Länge des Rückens sich ausdehnenden Blastoporus annehmen dürfen.

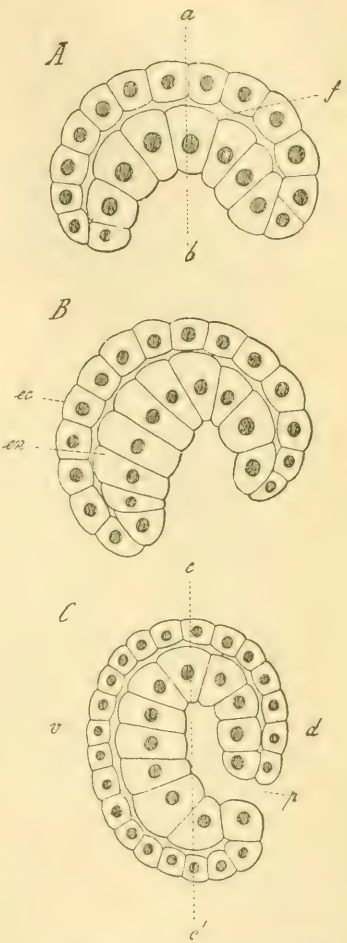


Fig. 739. Drei auf einander folgende Gastrulastadien von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A beginnende Einstülpung.

B Hervortreten der bilateralen Symmetrie.

C Verengerung des Blastoporus.

a—*b* Hauptaxe des Gastrulastadiums, *c*—*c'* spätere Längsaxe des Körpers, *d* Dorsalseite, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle, *p* Blastoporus, *v* Ventralseite.

Schon während dieser Stadien streckt sich der Embryo etwas nach der Richtung der späteren Längsaxe (Fig. 739 *C*). Seine Rückenseite (*d*) ist durch eine Abflachung kenntlich, und weist an ihrem hinteren Ende den Rest des Blastoporus (*p*) auf, während die Ventralseite gewölbt erscheint. Van Beneden und Julin haben darauf hingewiesen, dass das hintere Körperende an dem Gastrulastadium stets durch das Vorhandensein zweier kleiner keilförmiger Ectodermzellen gekennzeichnet sei, welche, am Rande des Blastoporus gelegen, die Grenze gegen die Entodermschicht darstellen (Fig. 741 *x*).

Bereits in den erwähnten späteren Gastrulastadien machen sich die ersten Anfänge histologischer Differenzirung bemerkbar. Dieselbe bezieht sich nicht bloss auf die Unterschiede zwischen den Ectoderm- und Entodermelementen, von denen sich letztere durch beträchtlichere Grösse, stärkere Granulirung und dunklere Färbung auszeichnen, sondern es werden bereits Differenzirungen im Bereiche dieser Keimblätter kenntlich. So zeichnen sich jene Ectodermzellen, welche den Rand des Blastoporus umgrenzen (Fig. 741 *A*, *n*), durch die Grösse ihrer Kerne, ihre stärkere

Färbbarkeit mit Carmin, und durch ihre kubische Gestalt vor den übrigen Ectodermzellen aus, welche sich bald abplatten. Dieser Ring von Zellen ist die erste Anlage des **Centralnervensystems** und wandelt sich bei dem fortschreitenden Verschlusse des Blastoporus in die Medullarplatte um. Diese Anlage besteht zur Zeit ihres ersten Auftretens an den Seiten des noch weit geöffneten Blastoporus aus einer einfachen Reihe von Zellen, während dieselben vor dem Blastoporus bereits in mehrfacher Reihe vorhanden sind. In späteren Stadien (Fig. 741) gewinnt mit der fortschreitenden Verengerung des Blastoporus dieser vor demselben gelegene Theil der Medullarplatte immer mehr an Ausdehnung und stellt in jenem Stadium, in welchem der Blastoporus nur mehr durch eine kleine Oeffnung vertreten ist (Fig. 742), ein umfangreiches, in querer Richtung eingekrümmtes Feld dar. Die so erzeugte, nach vorne offene Medullarrinne ist von zwei seitlichen Wülsten (Medullarwülsten, *m*) begrenzt, welche hinter dem Blastoporus halbkreisförmig in einander übergehen.

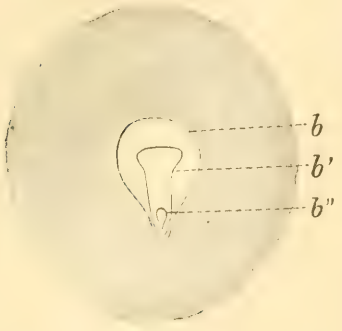


Fig. 740. Dorsalansicht eines Embryos von Clavellina (nach Seeliger).

b, *b'*, *b''* Gestalt des Blastoporus in drei auf einander folgenden Stadien der Entwicklung.

Eine ganz ähnliche Differenzirung, wie jene, welche in diesen

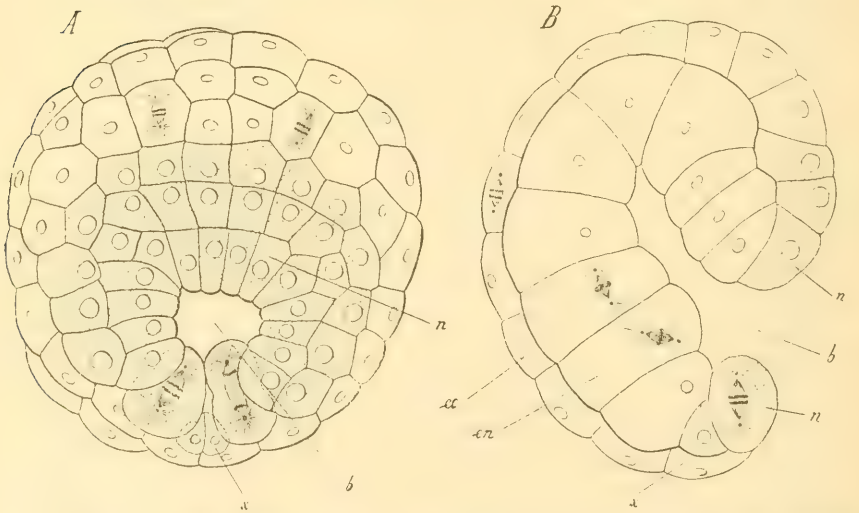


Fig. 741. Gastrulastadium von Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht, *B* Medianschnitt.

b Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Zellen des Nervenringes, *x* kleine, keilförmige Ectodermzelle.

Stadien im Bereiche des Ectoderms zur Ausbildung der Medullarplatte führt, kann man an dem Entoderm wahrnehmen (Fig. 745). Während

die den Entodermsack zusammensetzenden Zellen im Allgemeinen gross und succulent erscheinen, zeigen sich im Bereiche der dorsalen Decke kleinere Zellen, welche ursprünglich zu einem den Blastoporus umziehenden Ringe angeordnet sind, dessen eine Seite jedoch sich bald bei der fortschreitenden Verengerung des Blastoporus zu einem vor demselben gelegenen Felde von Zellen erweitert. Die ganze Bildung stellt die gemeinsame Anlage des **Mesoderms** und der **Chorda** dar. Bald trennen sich im Bereiche des erwähnten, vor dem Blastoporus gelegenen Feldes die mittleren Zellen deutlicher ab. Sie stellen die plattenförmige Chordaanlage (Fig. 745 *ch*) dar, während sich die seitlich gelegenen Zellen in die Mesodermstreifen (*ms*) umwandeln.

Bei den dotterreichen Eiern der Synascidien weist die Keimblätterbildung gewisse Modificationen auf. Die Furchungshöhle, welche bei Phallusia ziemlich umfangreich ist, erscheint bei Clavellina bereits von ge-

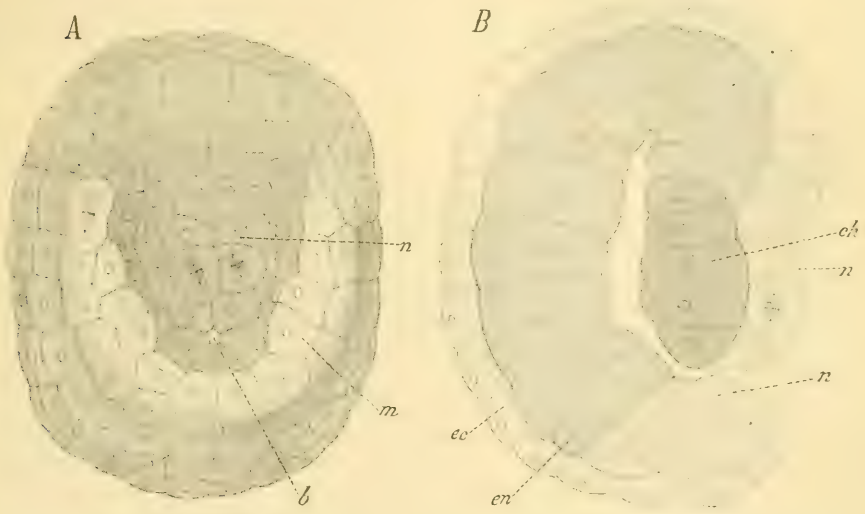


Fig. 742. Späteres Entwicklungsstadium von Clavellina Rissoana mit stark verengtem Blastoporus und zur Zeit des Auftretens der Medullarwülste (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht, *B* Medianschnitt.

b Blastoporus, *ch* Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Medullarwülste, *n* Zellen des Nervenringes.

ringerem Umfange, während sie bei Distaplia (nach Davidoff) überhaupt nur in den ersten Stadien als enge Spalte zu erkennen ist. Auch bleiben die Entodermzellen hier nicht lange in einer einfachen Schicht angeordnet, sondern, indem sie sich in radialer Richtung theilen, gewinnen sie eine mehrschichtige Anordnung. Das Gastrulastadium wird hier im Wesentlichen durch Epibolie erreicht (Fig. 743). Besonders in der vorderen Körperhälfte findet eine reine Umwachsung statt, während in der hinteren Körperhälfte eine kleine, grubenförmige Einsenkung (Fig. 743 *B*) den letzten Rest einer Invaginationshöhle andeutet. Diese Höhle verschwindet jedoch nach Schluss des Blastoporus vollständig (Fig. 744). Das Entoderm stellt dann eine solide Zellmasse dar, in welcher bald Grössendifferenzen unter den einzelnen

Zellen zu erkennen sind. Die Stelle des Blastoporus ist von der Neuralplatte (*n*) eingenommen.

Die Umwandlung der in den genannten Stadien in querer Richtung bereits etwas eingekrümmten Medullarplatte in ein geschlossenes Me-

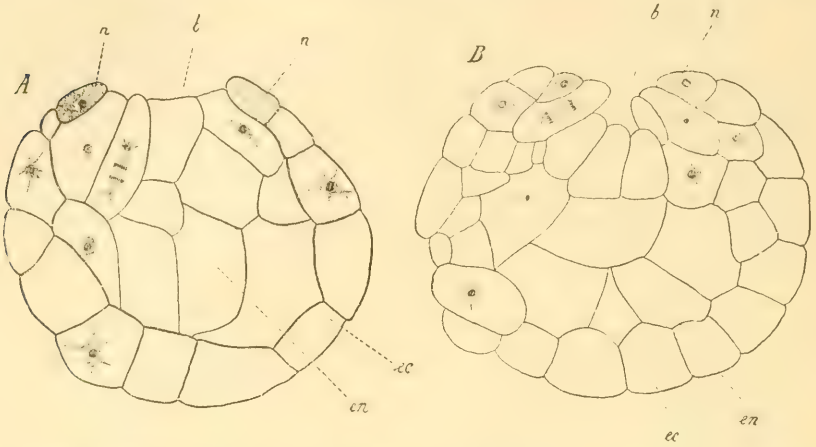


Fig. 743. Querschnitte durch zwei Gastrulastadien von Distaplia magnilarva (nach Davidoff).
A Jüngeres Stadium.
B Querschnitt durch die hintere Parthie eines älteren Stadiums.
b Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Nervenring.

dullarrohr vollzieht sich in der Weise, dass die von den Rändern der Medullarplatte sich erhebenden Medullarwülste gegen einander wachsen (Fig. 747) und mit einander verschmelzen.

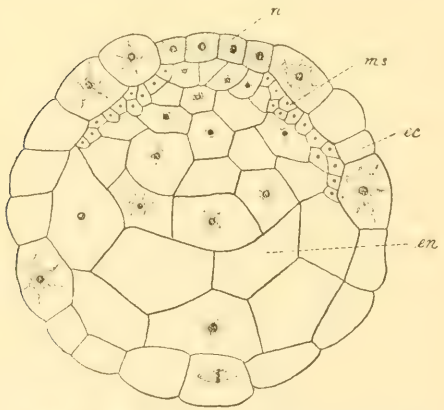


Fig. 744. Querschnitt durch einen Embryo von Distaplia magnilarva nach Verschluss des Blastoporus (nach Davidoff).
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Nervenplatte.

Die Ausbildung des Medullarrohres schreitet von hinten nach vorne fort, und zwar nimmt an derselben jene Falte besonderen Antheil, welche die beiden seitlichen Medullarwülste hinter dem Blastoporus halbkreisförmig mit einander verbindet (vgl. Fig. 742 und 745). Man gewinnt dann besonders an medianen Längsschnitten (Fig. 745 *B*) den Eindruck, als wenn die Ausbildung des Medullarrohres dadurch zu Stande käme, dass die hintere Blastoporuslippe die vordere überwächst. Man kann sich jene Wachsthumsprocesse mit Metschnikoff dadurch veranschaulichen, dass man an die Bewegung eines Menschen denkt, welcher mit seiner Unterlippe seine Nasenspitze zu erreichen sucht. Man muss jedoch dabei im Auge behalten, dass bei dem fortschreitenden Vorwachsen dieser hinteren Medullarfalte die seitlichen Medullarwülste in dieselbe ein-

bezogen werden, sowie dass jene Falte eigentlich nicht der Blastoporuslippe selbst entspricht, sondern eine an dieser Stelle gelegene reine Ectodermalfalte

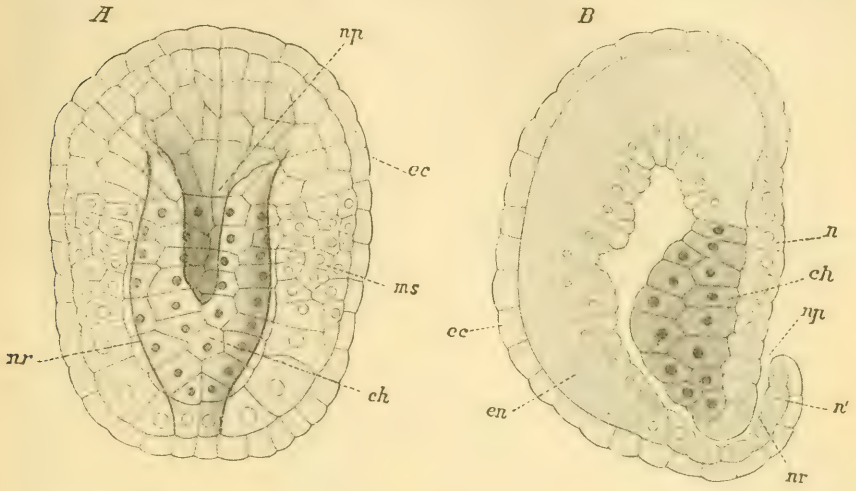


Fig. 745. Stadium der Bildung des Neuralrohres von Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht; die eingezeichneten Zellgrenzen beziehen sich auf die dorsale Entodermwand.

B Medianschnitt.

ch Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Zellen der Nervenplatte, *n'* Dach des Neuralrohres, *nr* Neuralrohr, *np* der hier noch sehr weite Neuroporus.

ist, so dass nach Ausbildung des Medullarrohres das aus dem inneren Blatte derselben hervorgegangene Dach des Medullarrohres (*n'*) auch dem Ectoderm zuzurechnen ist, was gegenüber den Ansichten Metschnikoff's (No. 42) hervorgehoben zu werden verdient.

Wie wir sehen werden (pag. 1433), bildet sich das Medullarrohr bei Amphioxus in der Weise, dass die etwas eingekrümmte Medullarplatte in die Tiefe versenkt wird, während über dieselbe von den Rändern her eine einschichtige Ectodermlage sich hinüberschiebt. Erst später biegt sich die Medullarplatte zur Bildung eines Rohres ein. Diese Bildungsweise, welche als „Ueberschiebung" bezeichnet werden könnte, und welche sich von der Entwicklung des Medullarrohres durch Faltenbildung ableiten lässt, hat Seeliger (No. 50) auch für Clavellina angegeben, doch wurden seine diesbezüglichen Beobachtungen von Van Beneden und Julin (No. 10) nicht bestätigt. Ebenso haben die genannten Autoren der Angabe Seeliger's, dass die Neuralrinne zur Zeit ihrer Entstehung sich über den Blastoporus hinaus nach hinten verlängere, nicht beigepflichtet.

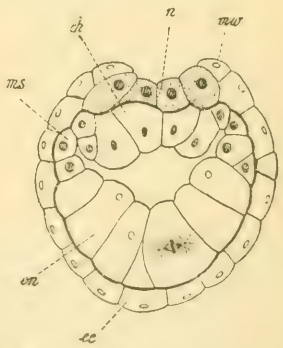


Fig. 746. Querschnitt durch einen Embryo von Clavellina (nach Van Beneden und Julin).

ch Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesodermdivertikel, *mw* Medullarwülste, *n* Neuralplatte.

Zur Zeit der Ausbildung des Medullarrohres ist der Blastoporus noch nicht vollständig geschlossen. Sein Rest, ursprünglich im Grunde der sich ausbildenden Medullarrinne gelegen, erhält sich noch längere Zeit als Canalis neurentericus und stellt eine Communication zwischen dem Darmlumen und dem Centralkanal des Medullarrohres her (Fig. 745 *B*).

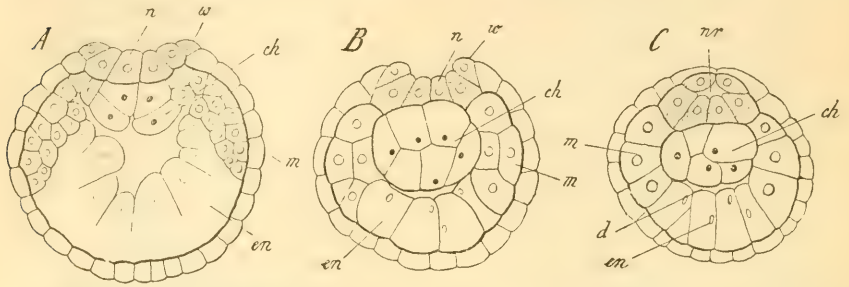


Fig. 747. Querschnitte durch einen Embryo von Clavellina Rissoana im Stadium der Figur 745 (nach Van Beneden und Julin, etwas verändert).
A Querschnitt durch den vorderen
B Querschnitt durch den mittleren } Körperabschnitt.
C Querschnitt durch den hinteren
ch Chorda, *d* Darmlumen, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *n* Nervenplatte, *nr* Neuralrohr.

Da die Ausbildung des Medullarrohres von hinten nach vorne fortschreitet, so erhält sich noch lange eine Öffnung an dem vorderen Ende desselben: der sog. Neuroporus (Fig. 749 *np*).

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Medullarrohres findet die Sonderung des **Mesoderms** und der **Chorda dorsalis** statt. Die Entstehung dieser Anlagen lässt sich — wie vor Allem aus der detaillirten

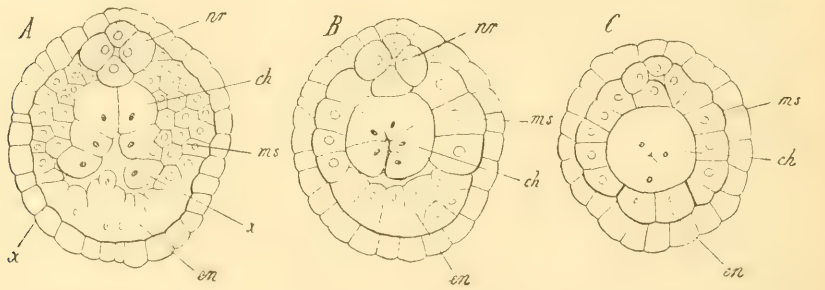


Fig. 748. Querschnitte durch einen Embryo von Clavellina Rissoana im Stadium der Figur 749 (nach Van Beneden und Julin, etwas verändert).
A Querschnitt durch den vorderen
B Querschnitt durch den mittleren } Körperabschnitt.
C Querschnitt durch den hinteren
ch Chorda, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *nr* Neuralrohr, *x* dorsale Schlusszellen des Darmkanals.

Schilderung von Van Beneden und Julin zu ersehen ist — im Wesentlichen auf dieselben Entwicklungsprocesse zurückführen, wie bei Amphioxus, wenngleich die Verhältnisse hier nicht so klar zu Tage treten und besonders im hinteren Körperabschnitte modificirt erscheinen. Der Embryo nimmt nämlich bald eine langgestreckte, mehr birnförmige

Gestalt an (Fig. 749), an welcher der hintere verschmälerte Abschnitt dem späteren Schwanzabschnitte der Larve entspricht. Im vorderen, erweiterten Abschnitte entsteht das Mesoderm durch Ausbildung paariger Divertikel (Fig. 746 *ms*, 747 *A*, *m*), welche sich von der dorsalen Wand des Urdarmes abfalten. Sehr bald verschwindet allerdings das Lumen dieser paarigen Cölomsäcke (Fig. 748 *A*, *ms*) und die Zellen ihrer Wand, welche ursprünglich in zwei Schichten (somatisches und splanchnisches Blatt) angeordnet erschienen, zeigen sich dann unregelmässiger in mehreren Lagen zwischen Ectoderm und Entoderm eingeschoben. Jene Entodermzellen, welche zwischen beiden Cölomdivertikeln die Decke der Urdarmwandung zusammensetzen (Fig. 746, 747 *A*, 748 *A*, *ch*), stellen im Wesentlichen die Anlage der Chorda dar. Sie bilden anfangs eine leicht dorsalwärts eingekrümmte Platte (Fig. 746). In späteren Stadien erleiden

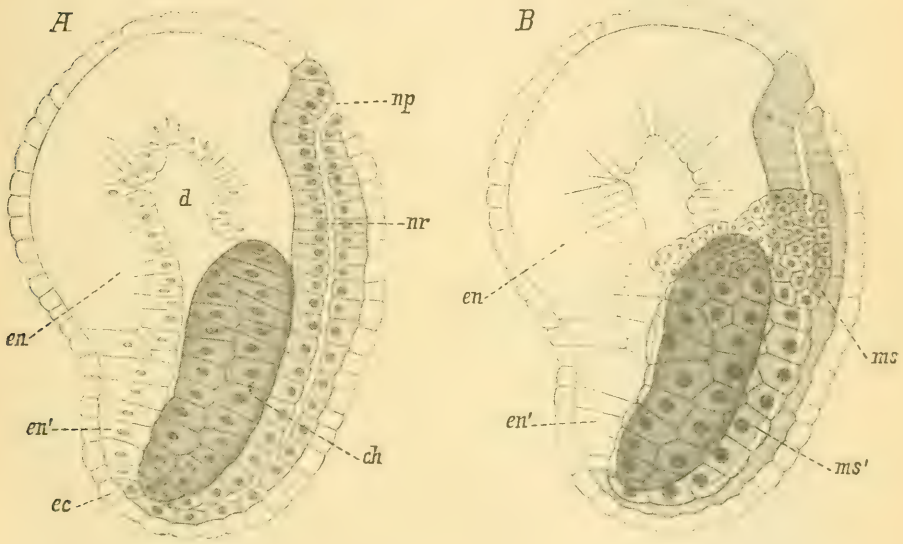


Fig. 749. Stadium der beginnenden Sonderung von Rumpf- und Schwanzabschnitt bei Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Medianschnitt, *B* Seitenansicht.

ch Chorda, *d* Urdarmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* subchordaler Entodermstrang, *ms* vorderer, kleinzelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *ms'* hinterer, grosszelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

diese Zellen eine Verschiebung gegen einander, wodurch ein solider, im Querschnitte rundlicher Zellstrang gebildet wird. Dass die Entstehung dieses Zellstranges, wie bei Amphioxus, auf die Bildung einer medianen Falte des Urdarmes zurückzuführen ist, beweisen die Querschnitte durch das vorderste Ende der Chordaanlage (Fig. 747 *A*, 748 *A*), an denen thatsächlich eine Einfaltung der die Chordaanlage darstellenden Zellplatte zu erkennen ist (Van Beneden und Julin Nr. 10).

Bei Amphioxus geht nach Hatschek die mediane Falte der Darmwand nicht vollständig in die Bildung der Chorda auf. Ihre seitlichen Zellen, welche an die Cölomdivertikel angrenzen, liefern dorsale Schlussstücke

des Darmes, welche nach Abtrennung der Chordaanlage und des Mesoderms die Decke des definitiven Darmes bilden helfen. Van Beneden und Julin vermuthen ähnliche Verhältnisse für den vordersten Abschnitt der Chordaanlage bei den Ascidien (vergl. Fig. 748 *A*, *x*).

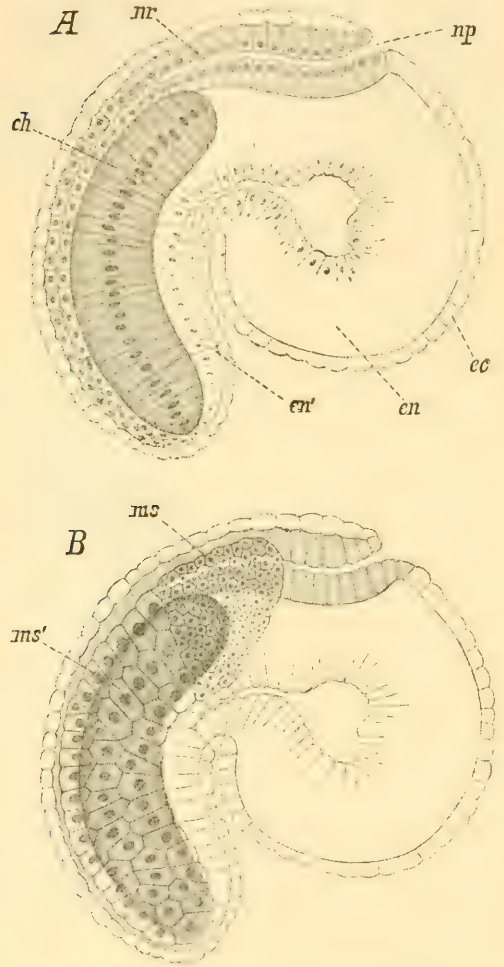


Fig. 750. Späteres Entwicklungsstadium von Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Medianschnitt, *B* Seitenansicht.

ch Chorda, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* subchordaler Entodermstrang im Schwanzabschnitt, *ms* vorderer, kleinzelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *ms'* hinterer, grosszelliger (Schwanz-) Abschnitt der Mesodermstreifen, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

Eine gewisse Garantie für die Richtigkeit der Beobachtungen Van Beneden und Julin's scheint darin gegeben zu sein, dass sich dann eine auffallende Uebereinstimmung mit der Mesodermbildung von Amphioxus herausstellen würde. Allerdings haben diese Beobachtungen durch Davidoff, welcher Clavellina und Distaplia auf ihre Mesodermbildung untersucht hat (No. 14), und auch durch Willey (No. 54a) keine Bestätigung erfahren. Nach Davidoff sollen sich die Mesodermzellen von bestimmten, im Umkreis des Blastoporus gelegenen Entodermzellen (Mesodermgonaden) abschnüren und in ursprünglich einfacher Schicht unter dem Entoderm anordnen. Es wäre dies eine Art von Mesodermbildung durch Delamination. Cölomdivertikel konnte Davidoff nicht beobachten. Die Mesodermgonaden sollen selbst im Verbande des Entoderms verbleiben und nach vollendeter Production des Mesoderms zum Theil an der Bildung der Chorda und zum Theil an der des Darmkanals participiren.

Im hinteren Leibesabschnitte (der späteren Schwanzregion) erscheinen die Verhältnisse durch den frühzeitigen Schwund des Darmlumens modificirt (Fig. 747 *C*). Hier wird die strangförmige Chordaanlage durch das sich ausbildende Medullarrohr nach innen gedrängt, so dass sie dann das Darmlumen vollständig erfüllt. Von den übrigen Zellen der Entoderm-

wand gehen die seitlich gelegenen, von denen sich meist am Querschnitte jederseits drei vorfinden, direct in grosse Mesodermelemente über, welche die Chordaanlage seitlich bedecken und später die Schwanzmuskulatur liefern. Es bleiben dann noch die der ventralen Mittellinie genäherten Entodermzellen (Fig. 747 *C*, 748 *C*, *en*) übrig, welche den Charakter gewöhnlicher Entodermzellen beibehalten und (häufig zu zweien in jedem Querschnitte angeordnet) einen mit dem Darm im Zusammenhange bleibenden Zellstrang bilden, in welchem wir das Rudiment eines Schwanzabschnittes des Darmkanals erkennen (Fig. 749 *A*, 750 *A*, *en'*).

Im Bereiche des Schwanzabschnittes geht die Sonderung des Mesoderms und der Chorda demnach in der Weise vor sich, dass der Urdarm einfach in die betreffenden Anlagen aufgetheilt wird. Immerhin werden wir diese Bildungsweise von der oben für den vorderen Körperabschnitt geschilderten ableiten können. Wir werden hierbei (mit Van Beneden und Julin) für diese Region das Vorhandensein eines durch das Einwuchern der Chordaanlage im Querschnitte halbmondförmig comprimirten Urdarmlumens annehmen dürfen. Es erhebt sich hierbei die Frage, ob die Mesodermschicht des Schwanzabschnittes auf das splanchnische oder somatische Blatt der vorderen Mesodermanlage zu beziehen sei. Van Beneden und Julin neigen sich der ersteren Annahme zu. Schon Seeliger (No. 50) hatte auf die Uebereinstimmung der Mesodermzellen des Schwanzabschnittes mit den Zellen der inneren Schicht des Mesoderms der vorderen Körperregion hingewiesen.

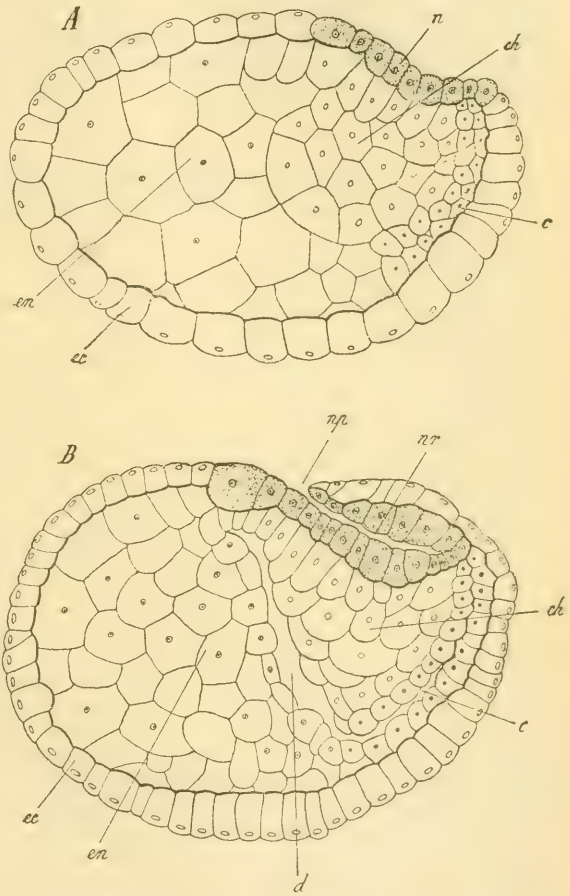


Fig. 751. Zwei Entwicklungsstadien von Distaplia magnilarva im Medianschnitt (nach Davidoff).

c caudaler Abschnitt der Darmanlage, *ch* Chordaanlage, *d* Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Neuralplatte, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

Das Mesoderm und die Chorda sind demnach Derivate des primären Entoderms. Ihre Bildungsweise lässt sich auf die auch bei Amphioxus

zu beobachtende Form der Abfaltung zurückführen. Ein Hauptunterschied gegenüber dem Amphioxus erscheint darin gegeben, dass an der Mesodermanlage der Ascidien keine Spur der bei ersterer Form so frühzeitig zu erkennenden Segmentirung aufzufinden ist. Die beiden Mesodermstreifen zeigen sich hier nur aus zwei differenten Parthien (Fig. 749 *B*, 750 *B*) zusammengesetzt: einem vorderen (*ms*), aus kleinen Zellen bestehenden, mehrschichtigen Abschnitt, welcher durch Abfaltung im Bereiche des vorderen Körperabschnittes entstanden ist, und einem hinteren, aus grossen, in einfacher Schicht gelagerten Zellen bestehenden Theil (*ms'*), welcher der Schwanzregion angehört. Der vordere Abschnitt des Mesoderms bildet später ein die primäre Leibeshöhle erfüllendes Mesenchym (Fig. 754 *ms*), welches die Blutkörperchen, Bindegewebe, Körpermuskeln, sowie die Genitalorgane und Excretionsorgane liefert, während aus dem hinteren Abschnitt die larvale Schwanzmuskulatur (Fig. 755 *B*, *m*) hervorgeht.

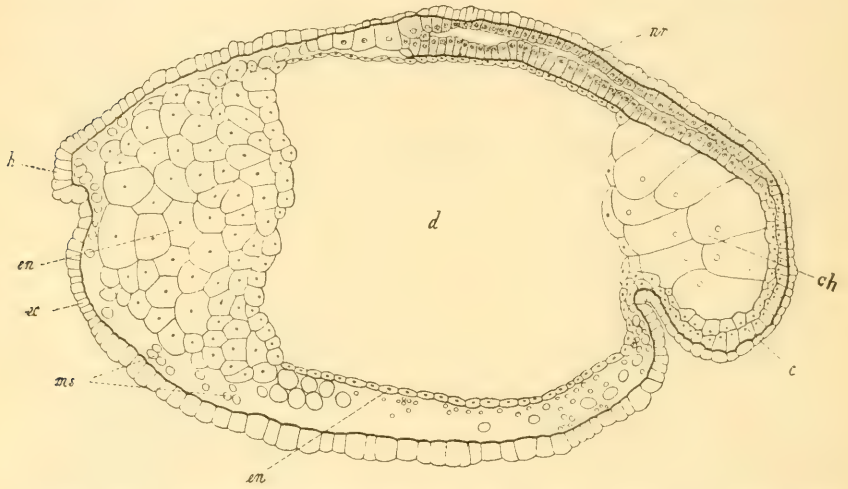


Fig. 752. Späteres Entwicklungsstadium von Distaplia magnilarva (nach Davidoff).

c caudale Fortsetzung des Darmkanals, *ch* Chordaanlage, *d* Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *h* Haftpapillen, *ms* Mesenchymzellen, *nr* Neuralrohr.

Bei Distaplia, bei welcher das Entoderm nach Verschluss des Blastoporus eine solide Zellmasse darstellt (Fig. 744, 751 *A*), entsteht die Darmhöhle erst später durch Auseinanderweichen dieser Zellen (Fig. 751 *B*). Es wird hierdurch ein hinterer Körperabschnitt markirt, im Bereich dessen die Zellen des Entoderms sich in die Anlage der Chorda (Fig. 751 *ch*) und des subchordalen rudimentären Darmfortsatzes (*c*) sondern, während die im vorderen Körperabschnitte gelegenen grossen Entodermzellen (Fig. 752 *en*) sich später dem Mesenchym beimischen und wahrscheinlich zu Grunde gehen. Im Uebrigen bestehen zwischen der Entwicklung von Distaplia, welche uns durch Davidoff (Nr. 14) bekannt geworden ist, und derjenigen der übrigen Ascidien keine wesentlichen Differenzen. Es ist hervorzuheben, dass die Elemente des Nahrungsdotters hier in sämmtlichen Geweben (Ectoderm, Mesoderm und Entoderm) gleichmässig vertheilt erscheinen.

D. Ausbildung der freischwimmenden Larvenform.

Aeussere Körperform. Wir haben bereits oben darauf hingewiesen, dass der Embryo zur Zeit der Ausbildung des Medullarrohrs eine längsgestreckte, birnförmige Gestalt gewinnt. Es trennt sich hierdurch ein vorderer, breiter, von einem hinteren, schmäleren Körperabschnitte (vgl. Fig. 749), aus welchem der Schwanz der Larve hervorgeht. Letztere Region wächst nun zunächst bedeutend in die Länge, und zwar — wie Seeliger hervorhebt — weniger durch Vermehrung, als durch Streckung der sie zusammensetzenden Zellen. Gleichzeitig schnürt sie sich deutlicher von dem vorderen Körperabschnitte ab und nimmt eine ventralwärts eingekrümmte Lagerung an (Fig. 750). Bei fortschreitendem Längenwachsthum des nach vorne und unten eingekrümmten Schwanzes erreicht dessen hinterstes Ende nicht bloss das Vorderende des Körpers, sondern es wächst sogar an dessen rechter Seite wieder nach aufwärts. Hierbei erleidet der Schwanz auch eine gewisse Drehung um seine Längsaxe, so dass das Nervenrohr nach der linken Seite des Embryos gerückt erscheint (Fig. 757 pag. 1294).

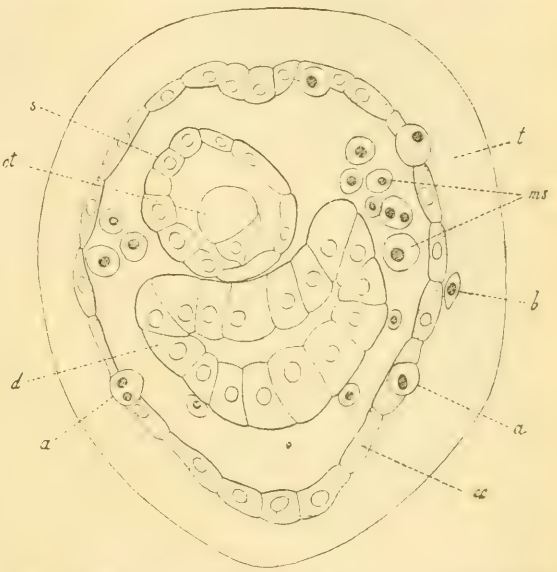


Fig. 753. Querschnitt durch eine bereits festgesetzte Larve von Phallusia mammillata (nach Kowalevsky). *a* Mesenchymzellen im Durchtritt durch das Ectoderm begriffen, *b* Mesenchymzelle in dem Cellulosemantel, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *s* Querschnitt durch die Sinnesblase, *t* Cellulosemantel.

Der vordere Körperabschnitt, welcher anfangs rundlich erscheint, streckt sich später in die Länge, so dass er an der Larve eine mehr längsovale Gestalt annimmt (Fig. 754, 755). Es machen sich bald an seinem Vorderende drei als Verdickungen des Ectoderms entstehende Vorragungen bemerkbar, die Anlagen der sog. Haftpapillen (Fig. 754, 755, 757 *h*), durch welche unter Vermittlung eines von ihrem drüsig modificirten Epithel abgeschiedenen Secretes die spätere Festheftung der Larve sich vollzieht.

Balfour hat darauf hingewiesen, dass, da sich ähnliche Haftapparate bei den Amphibienlarven und (vor dem Munde) bei den Larven mancher Ganoiden (Acipenser, Lepidosteus) vorfinden, hier vielleicht ein gemeinsam vererbtes Merkmal des Chordonierstammes vorliege. Es muss jedoch als zweifelhaft erscheinen, inwieweit wir es hier mit wirklich homologen Bildungen oder nur mit Analogien zu thun haben.

Nach Sprengung der Eihüllen geht die Larve aus der gekrümmten Lage in eine gestreckte über. Der Schwanz ist dann in der directen

Fortsetzung der Längsaxe des Körpers nach hinten gelegen (Fig. 755 und 760 *A* pag. 1300).

Mantel. Die Ectodermzellen, welche ursprünglich mehr cubische Gestalt hatten, später jedoch eine flachere Form annehmen, scheiden zur Zeit der Entwicklung des Schwanzabschnittes an ihrer äusseren Oberfläche eine homogene, cuticulare Schicht ab, welche von ihrem ersten Auftreten an die Cellulosereaction zeigt. Es ist die erste Anlage des Cellulose-Mantels der Ascidie. Im Bereiche der Schwanzregion erhebt sich diese Schicht zur Bildung eines dorsalen und ventralen Flossensaumes (Fig. 756 *fl*, pag. 1290). Während der Mantel bei Doliolum und den Appendicularien zeitlebens eine derartige einfache homogene Cuticularschicht bleibt,

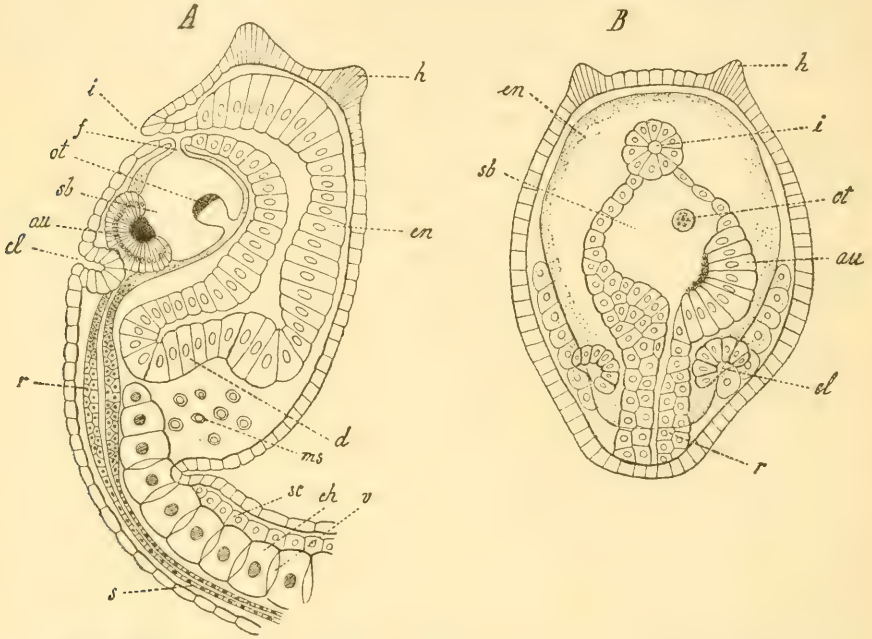


Fig. 754. Embryonen späterer Stadien von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A Seitenansicht, *B* Dorsalansicht.

au Auge, *ch* Chorda, *cl* Cloakenbläschen, *d* Anlage des Darmkanals, *en* Entodermsack, *f* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *r* Rumpfabschnitt und *s* Schwanzabschnitt des Medullarrohres, *sb* Sinnesblase, *sc* subchordaler Entodermstrang, *v* Vacuolen zwischen den Chordazellen.

verdickt er sich bei den Ascidien (sowie bei den Pyrosomen und Salpen) beträchtlich, und es wandern einzelne Zellen in die Cellulose-Schicht ein. Während man bisher im Anschlusse an O. Hertwig (Nr. 25) glaubte, dass diese in die Cellulose-Substanz einwandernden Zellen dem Ectoderm entstammen, hat neuerdings Kowalevsky (Nr. 32) den Nachweis erbracht[1]), dass die Mantelzellen dem Mesoderm des Embryos angehören. Es sind Mesodermzellen, welche das Ectoderm durchbohren und auf diese Weise nach aussen wandern (Fig. 753). Sie nehmen dann

[1]) Mit dieser Beobachtung stimmen die neueren Angaben von Salensky (No. 74) für Pyrosoma vollkommen überein (vgl. unten pag. 1323).

in der Cellulose-Substanz den Charakter sternförmiger Bindegewebszellen an. Wir werden den Mantel der Tunicaten als eine von Phagocyten (Mesodermzellen) durchwanderte cuticulare Gallertabscheidung betrachten dürfen. Bei der Auflösung der dem Untergang geweihten Individuen der Synascidien spielen die Phagocyten des Mantels eine bedeutende Rolle (Maurice No. 40). Durch weitere Veränderungen (blasige Umwandlung der Mantelzellen bei Phallusia, Auftreten von Fibrillen in der Grundsubstanz bei Cynthien) kann der histologische Charakter des Mantelgewebes später noch Modificationen erleiden.

Da die Oberfläche des Embryos von den frühesten Stadien an von einer Gallerte umhüllt ist, in welcher die gelben Testazellen eingebettet liegen, so glaubte man früher in dieser Schicht die Anlage des späteren Mantels erblicken zu müssen (Kowalevsky, Kupffer), welcher irrthümlichen Auffassung die Testazellen ihren Namen verdanken. Man war geneigt, den Mantel der Ascidien als eine persistente Embryonalhülle zu betrachten. Erst O. Hertwig lieferte den Nachweis der Hinfälligkeit der Testazellenschicht und der ectodermalen Entstehung des Mantels. Die Einwanderung der Mantelzellen aus dem Mesoderm hat erst neuerdings Kowalevsky beobachtet. Dagegen ist Salensky (No. 49) in einer vor Kurzem erschienenen Mittheilung zur älteren Auffassung zurückgekehrt, indem er bei Distaplia den Testazellen (Kalymmocyten) den Hauptanteil an der Bildung des Cellulose-Mantels zuschreibt.

Nervensystem. Die Anlage des Centralnervensystems, welche wir bisher als Medullarrohr bezeichnet haben, zeigt von den ersten Stadien ihrer Entwicklung an eine Erweiterung ihres vorderen Abschnittes (Fig. 750 *nr*, pag. 1280). In den späteren Stadien, welche zur Ausbildung der frei schwimmenden Larve überführen, geht aus der vorderen Erweiterung ein blasenförmiger Abschnitt (Fig. 754 *sb*), die sogenannte Sinnesblase (vésicule antérieure ou cérébrale Van Beneden et Julin) hervor, während der hintere verschmälerte Theil den Schwanzabschnitt (région caudale) des Rückenmarkes (*s*) liefert. Beide Parthien erscheinen durch ein Mittelstück (*r*) mit engem Centralkanal und verdickter Wand verbunden, welches Kowalevsky (No. 30) als Rumpfganglion (portion viscérale du myelencéphale Van Beneden et Julin) bezeichnet hat. Die Verbindung, welche das Lumen des Neuralrohres nach aussen hatte (Neuroporus), schliesst sich noch vor Auftreten der Mundöffnung, welche dieser Stelle nahe liegt, vollständig.

Die Sinnesblase stellt den vordersten, durch Erweiterung des Centralkanales blasenförmig aufgetriebenen Theil des Neuralrohres dar. Die Wandung desselben ist im Allgemeinen ein dünnes Plattenepithel; doch erscheint die dorsale Wand verdickt und durch eine mediane Einfurchung in eine rechte und linke Ausbuchtung getrennt (nach Van Beneden und Julin No. 7). Frühzeitig werden die beiden als Auge und Ohr gedeuteten Sinnesorgane (*au* und *ot* in Fig. 755) in der Form von Pigmentanhäufungen kenntlich. Von diesen gehört das Auge der rechtsseitigen dorsalen Ausbuchtung an (Fig. 755 *B*) und kennzeichnet sich als eine becherförmige Pigmentablagerung in den inneren Enden mehrerer, radiär gestellter, säulenförmiger Epithelzellen der Wand, deren Höhlung von einer Linse mit aufgelagertem Meniscus eingenommen ist (Fig. 755).

Nach Seeliger sollen sich Linse und Meniscus im Inneren einer einzigen, der Wand der Sinnesblase entstammenden Zelle entwickeln. Dagegen glaubte Kowalevsky an eine Entstehung derselben aus drei Zellen. Das würde mit

einer Angabe Lahille's (No. 37) in Uebereinstimmung stehen, nach welcher sich im Inneren des pigmentirten Augenbechers drei biconvexe Linsen vorfinden.

Das sogenannte Gehörorgan (*ot*, Fig. 755) besteht aus einer in das Innere der Sinnesblase vorragenden birnförmigen oder konischen Zelle, welche mit ihrem verschmälerten Ende zwischen die Zellen der ventralen Wand der Sinnesblase eingefügt ist (Otolithenzelle) und welche an ihrem

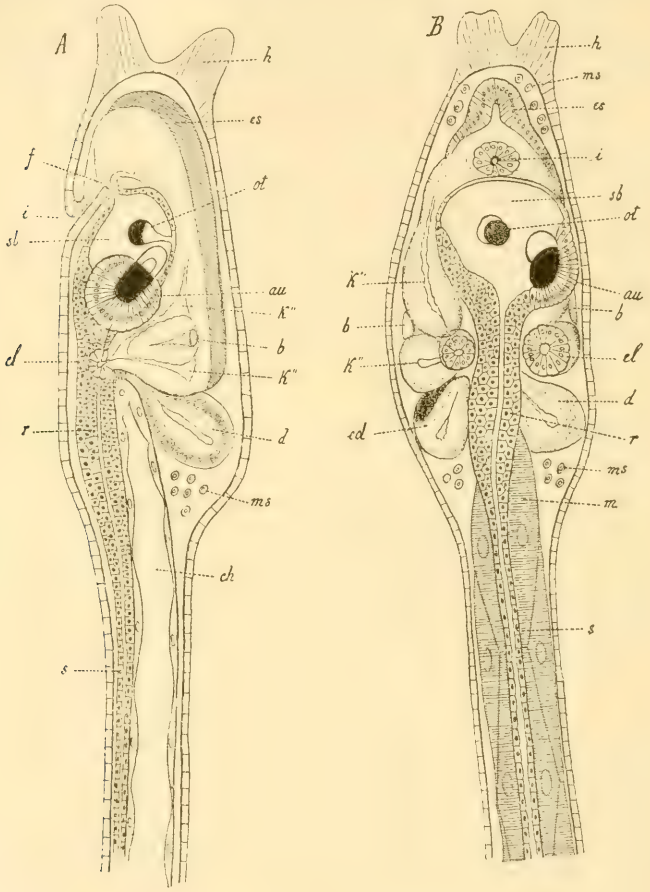


Fig. 755. Vorderer Körperabschnitt der freischwimmenden Larve von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A Seitenansicht, *B* Dorsalansicht.

au Auge, *b* Blutsinus zwischen den Kiemenspalten, *ch* Chorda, *cl* Cloakenmündung, *d* Darmkanal, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *f* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *k' k''* erste und zweite Kiemenspalte, *m* Schwanzmuskeln, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *r* Rumpfabschnitt des Medullarrohrs, *s* Schwanzabschnitt des Medullarrohrs, *sb* Sinnesblase.

freien Ende eine Pigmentkappe trägt. Es spricht für die Auffassung dieser Bildung als Gehörorgan, dass nach Kupffer (No. 35) die in der Umgebung der Otolithenzelle befindlichen Zellen der ventralen Wand der Sinnesblase (crista acustica), welche sich von den übrigen in ihrem histo-

logischen Charakter etwas unterscheiden, mit feinen, gegen die Otolithenzelle ragenden starren Härchen versehen sind. Nach Kupffer soll sich in der Crista acustica direct unter der Otolithenzelle ein blasenförmiger Hohlraum befinden.

Nach Kowalevsky soll die Otolithenzelle bei ihrem ersten Auftreten der dorsalen Wand der Sinnesblase angehören und erst secundär über die rechte Seite derselben nach der Ventralfläche herabrücken. Im Uebrigen erscheinen unsere Kenntnisse vom Bau und der Entwicklung beider Sinnesorgane noch ziemlich unzulänglich.

Der Rumpfabschnitt (*r* in Fig. 754 und 755) des Centralnervensystems (Rumpfganglion) stellt nach Van Beneden und Julin die directe Fortsetzung der linken dorsalen Ausbuchtung der Sinnesblase nach hinten dar. Die Zellen der Wand dieser Ausbuchtung zeigen denselben histologischen Charakter wie jene, welche in einfacher Schicht den engen Centralkanal des Rumpfganglions epithelartig umgeben. Diesen Zellen ist jedoch an der Ventralseite eine mächtige Masse grosser Ganglienzellen aufgelagert (Fig. 758). Nach der Vertheilung dieser Ganglienzellmassen lässt sich eine Theilung des Rumpfganglions in einen vorderen und hinteren Abschnitt erkennen, von denen der vordere durch Kupffer noch als ganglionärer Gehirntheil zur Sinnesblase zugezogen wurde. Im hinteren Abschnitte umschliessen die Ganglienzellen einen Kern von Nervenfibrillen. Der Rumpfabschnitt des Rückenmarks liegt über dem vordersten Ende der Chorda (Fig. 755 *A*). Doch soll nach Van Beneden und Julin bei Clavellina die Chorda nicht so weit nach vorne reichen, wie bei Phallusia.

Der Caudalabschnitt (*s* in Fig. 754 und 755) des Rückenmarkes stellt ein Rohr dar, dessen Wände aus einem einfachen Plattenepithel bestehen. Man findet gewöhnlich an einem Querschnitte (Fig. 756 *nr*, pag. 1290) desselben vier Zellen, von denen zwei lateral gelegen sind und je eine dorsal- und ventralwärts liegt.

Dieser Abschnitt reicht bis zum hinteren Körperende. Mit der Rückbildung, welche das Lumen des Darmkanals im Bereiche des Schwanzabschnittes des Embryos erlitten hat, ist auch der Canalis neurentericus, welcher die hintere Fortsetzung des Centralkanals des Rückenmarks darstellte, zur Obliteration gekommen.

Von Wichtigkeit ist die Beobachtung Kupffer's, dass aus dem Caudalabschnitt des Rückenmarkes bei der Larve von Ascidia mentula seitlich Fibrillenbündel entspringen, welche wir als Spinalnervenpaare ansprechen dürfen. Von diesen fand sich das erste Paar an der Grenze der Rumpf- und Schwanzregion, und zwei weiter folgende in Abständen, welche ungefähr der Länge einer Muskelzelle des Schwanzes entsprachen.

Wir werden hierin einen Hinweis auf die segmentale Gliederung des Schwanzabschnittes erblicken dürfen. Die gleiche Bedeutung haben vielleicht jene Ganglienzellgruppen, welche von Lahille ungefähr in der Zahl von zehn am Caudalmarke der Distaplialarve aufgefunden wurden und welche sich auch bei Appendicularien (nach Nogine, Langerhans u. A.) vorfinden.

Flimmergrube. Wir haben im Anschlusse an das Centralnervensystem ein an der dorsalen Wand des vordersten Abschnittes des Darmkanals (Kiemendarms) mündendes, bewimpertes Divertikel zu erwähnen, welches man für das Homologon der Hypophysis cerebri der Vertebraten angesprochen hat und welches bei den ausgebildeten Ascidien eine

complicirtere Gestaltung annimmt. Man unterscheidet dann eine dem Gehirn dicht anliegende Drüsenmasse (glande hypophysaire oder subganglionärer Körper) und einen nach vorne verlaufenden Ausführungsgang, welcher in der dorsalen Medianlinie zwischen den beiden von dem Vorderende des Endostyls nach oben ziehenden Flimmerbögen (sillon péricoronal) mit einem complicirten Mündungsapparate in den Kiemendarm einmündet. Diese Ausmündungsstelle hat man auch irrthümlich als Geruchsorgan (olfactory tubercle) in Anspruch genommen (vgl. Julin No. 26 und 27).

Die erste Anlage dieses bewimperten Divertikels sollte nach Van Beneden und Julin (No. 7), sowie nach Seeliger (No. 50) vollkommen unabhängig vom Nervensystem als Aussackung der entodermalen Wand des Pharynx entstehen. Später sollte sich dann das blinde Ende dieses Divertikels der Sinnesblase seitlich dicht anlegen, und zwar stets an der von dem Auge abgewendeten Seite, also in der Regel an der linken Seite, obgleich nach Lahille (No. 37) das Verhalten für die einzelnen Formen ein wechselndes ist.

Dagegen haben die Untersuchungen von Lahille (No. 37), Frl. Sheldon (No. 52), Willey (No. 54) und Hjort (No. 59) zu einer fast vollständigen Bestätigung der älteren Kowalevsky'schen Beobachtungen über die Entwicklung der Flimmergrube geführt. Hiernach steht dieselbe ihrer Entstehung nach in viel innigeren Beziehungen zum centralen Nervensystem. Nachdem der Neuroporus vollständig zum Verschluss gekommen ist, verlängert sich der vorderste Abschnitt der Gehirnblase und verlöthet mit der ectodermalen Mundbucht (Anlage der Ingestionsöffnung). An dieser Stelle findet ein Durchbruch statt (Fig. 754 *A*, 755 *A*, *f*), so dass nun die Gehirnhöhle vermittelst dieses kurzen Rohres, welches die Anlage der Flimmergrube darstellt, mit dem vordersten, ectodermalen Abschnitte des Darmkanals communicirt. Erst in späteren Stadien, wenn nach vollzogener Festsetzung der Larve das larvale Nervensystem einer Degeneration anheimfällt, wird der Zusammenhang der Flimmergrube mit dem Nervensystem gelöst. Die Flimmergrube stellt dann ein blind endigendes, dem definitiven Ganglion anliegendes Darmdivertikel dar (Fig. 760 *fl*).

Der Umstand, dass nach diesen Angaben die Flimmergrube in den ectodermalen Theil des Kiemendarms (Mundbucht) ausmündet, würde mit den Verhältnissem der Hypophysis bei den Wirbelthieren in Uebereinstimmung stehen.

Chorda. Die Chorda entsteht durch Umwandlung einer plattenförmigen Anlage (*ch* in Fig. 746), welche ursprünglich die Decke des Entodermsackes bildete, zu einem Zellstrange von rundlichem Querschnitt (vgl. *ch* in Fig. 747, 748). Wir haben oben (pag. 1279) gesehen, dass man sich diese Umwandlung als durch eine Rinnenbildung (wie bei Amphioxus) vermittelt vorstellen muss. Ursprünglich ist der Chordastrang im Querschnitte aus mehreren Zellen zusammengesetzt. Derselbe erscheint sowohl in der Seitenansicht (Fig. 749 *A*), als in der Dorsalansicht aus je zwei Reihen von Zellen, welche sich mit ihren Enden keilförmig in einander schieben, zusammengesetzt. Dieses gegenseitige Einkeilen der Zellen bezeichnet den Beginn einer Lageveränderung, welche in den meisten Fällen dahin führt, dass schliesslich die Chordazellen geldrollenförmig in einer einzigen Reihe hinter einander geordnet erscheinen (Fig. 750 *A*). In jenen späteren Stadien, welche mit einer Streckung des

Schwanzabschnittes verbunden sind, gewinnen auch die Zellen des Chordastranges an Längenausdehnung (Fig. 754 *A*, 757 *ch*). In diesen Stadien wird eine Umbildung der Chorda eingeleitet, welche in ihren ersten Anfängen den Veränderungen der Chorda bei Amphioxus vergleichbar ist, später jedoch zu einer den Ascidien eigenthümlichen Modification des Chordastranges führt. Es treten an den Grenzen je zweier aufeinander folgender Zellen mit einer gallertartigen Substanz erfüllte Vacuolen (*v* in Fig. 754, vgl. Fig. 757) auf). Diese Vacuolen, welche anfangs in der Axe des Chordastranges gelegen sind, verdrängen, indem sie sich vergrössern, die Chordazellen, so dass letztere bald die Gestalt biconcaver Fischwirbel annehmen und bei weiterer Ausdehnung der Gallertmasse nur mehr wie dünne Septen zwischen den einzelnen Abschnitten derselben zu erkennen sind. Letztere berühren sich bald und verschmelzen mit einander, so dass auf diese Weise ein anfangs rosenkranzförmiger, später gleichmässig cylindrischer Strang von homogener Gallertsubstanz entsteht (*ch* in Fig. 755 *A*), während die nach der Oberfläche verdrängten Chordazellen denselben nach Art einer Chordascheide umhüllen (Kowalevsky, Kupffer, Seeliger u. A.).

Nicht bei allen Ascidien geht die Umbildung der Chorda so weit. Nach Seeliger soll sie bei Clavellina über jenes Stadium, in welchem die Chordazellen die Gestalt von Quersepten angenommen haben, nicht hinausgehen.

Mesoderm, Leibeshöhle, Muskulatur. Die beiden Mesodermstreifen begleiten die Chorda in ihrer ganzen Länge und überragen dieselbe um ein Weniges nach vorne. Man kann an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden (Fig. 749 *B*, 750 *B*). In ihrem hinteren Abschnitte (*ms'*), wo sie aus einer einfachen Lage grosser, in drei Längsreihen angeordneter Zellen bestehen, liefern sie die Muskulatur des Larvenschwanzes. Die Zellen dieses Abschnittes verlängern sich in späteren Entwicklungsstadien (Fig. 755 *B*, *m*) und gewinnen die Gestalt langgestreckter Sechsecke, während sie an ihrer inneren und äusseren Fläche längsverlaufende Fibrillen contractiler Substanz produciren (Fig. 756 *mz*), welche zur Längsaxe des Körpers etwas schräg gerichtet erscheinen, derart, dass die Fibrillen der inneren und der äusseren Lage sich unter einem spitzen Winkel kreuzen (Seeliger). Die so entstandene Schwanzmuskulatur der Larve weist eine undeutliche Querstreifung auf.

Im vordersten, der Rumpfregion angehörigen Abschnitte bestehen die Mesodermstreifen aus mehreren Lagen kleinerer, anfangs dicht gedrängter Zellen (Fig. 749, 750 *ms*, 748 *A*, *ms*). Von diesen erweist sich die innere, der Chorda zunächst liegende Schicht als directe Fortsetzung der Myoblastenschicht der Schwanzregion. Sie geht dieselben Veränderungen wie jene ein, und liefert den vordersten Abschnitt der larvalen Muskulatur. Die übrigen Mesodermzellen dieser Region werden bald in ihrem Zusammenhange etwas gelockert; sie nehmen zunächst rundliche Form an und constituiren ein die primäre Leibeshöhle des Rumpfabschnittes erfüllendes Mesenchym (Fig. 755 *ms*).

Wir haben gesehen (pag. 1279), dass nach Van Beneden und Julin das Mesoderm in diesem vordersten Abschnitte sich in der Gestalt paariger Cölomdivertikel von dem Urdarm loslöst (Fig. 746 und 747 *A*). Das so entstandene echte Cölom gehört aber bloss den frühesten embryonalen Stadien an; es schwindet bereits zur Zeit der vollständigen Sonderung des Mesoderms vom Entoderm. Das Mesoderm erfüllt dann einen zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Raum, welcher sich in späteren Stadien

beträchtlich erweitert und — wie es scheint — mit einer gallertartigen Masse erfüllt, dem durch Umbildung dieses vordersten Mesodermabschnittes entstehenden Mesenchym zur Grundlage dient. Die später in diesem Mesenchym auftretenden Lacunen müssen ebenso wie die Blutgefässe (welche nach Van Beneden und Julin einer endothelialen Wand vollkommen entbehren) als Pseudocöl betrachtet werden.

Das auf die geschilderte Weise entstandene Mesenchym des Rumpfabschnittes liefert die mesodermalen Organe der ausgebildeten Ascidie. Durch histologische Umwandlung entsteht daraus das Bindegewebe sowie die pigmentführenden Elemente, ferner die definitive Körpermuskulatur, welche in radiären und circulären, die Ingestions- und Egestionsöffnung umgebenden Zügen sowie in Längsmuskelzügen des Rumpfes etc. angeordnet erscheinen. Indem einzelne Zellen des Mesenchyms frei werden und in das Pseudocöl gelangen, bilden sie sich zu Blutkörperchen um. Wir werden später sehen (pag. 1304), dass auch die Genitalorgane mit ihren Ausführungsgängen, sowie die Harnorgane aus dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen.

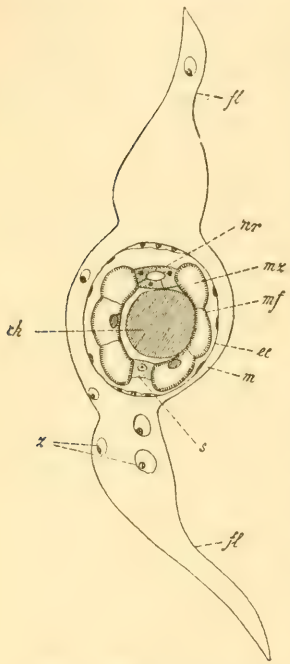


Fig. 756. Querschnitt durch den Schwanzabschnitt der freischwimmenden Larve von Clavellina (nach Seeliger).

ch Chorda, *ec* Ectoderm, *fl* unpaarer Flossensaum, *m* Cellulosemantel, *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt, *mz* Muskelzellen, *nr* Neuralrohr, *s* subchordaler Entodermstrang, *z* Mantelzellen.

Es muss erwähnt werden, dass das Mesenchym in späteren Stadien (vor Allem während der mit der Festsetzung verbundenen Umwandlung, eine anscheinende Bereicherung erfährt durch Elemente, welche bei dem Zerfalle des entodermalen Zellstranges (Fig. 756 *s*) im Schwanzabschnitte und des larvalen Nervensystems frei werden. Schon Kowalevsky glaubte, dass diese Zellen sich zu Blutkörperchen umbilden, und später hat besonders Seeliger (No. 50) diese Thatsache auch nach der theoretischen Richtung verwerthet. Es muss uns jedoch als zweifelhaft erscheinen, ob die betreffenden Elemente sich irgendwie an dem Aufbau von Organen der ausgebildeten Form oder von Knospen derselben betheiligen, oder ob sie nicht vielmehr, nachdem sie in den Blutstrom gelangt sind, der Degeneration anheimfallen.

Darmkanal. Die Anlage des Darmkanals ist aus dem Urdarm durch Abschnürung der Mesodermstreifen sowie des Chordastranges hervorgegangen. Dieselbe besteht in frühen embryonalen Stadien (Fig. 749, 750 pag. 1280) aus einer vorderen, prächordalen Erweiterung (*en*) und einer darauffolgenden, schon unter der Chorda gelegenen, aber noch dem Rumpfabschnitte angehörigen verengerten Parthie, welche sich direct in den subchordalen Entodermzellstrang der Schwanzregion (*en'*) fortsetzt, in welchem wir das Darmrudiment dieses Körperabschnittes zu erkennen haben.

Da das Mesoderm und die Chorda — wie wir (pag. 1279) gesehen haben — durch einen Process der Abfaltung von der dorsalen Wand des Urdarmes aus entsteht, so muss die Wand des Darmes entsprechend dieser

Stelle einen Defect aufweisen, welcher sich in späteren Stadien durch gewisse als Schlussstücke fungirende Zellen nach der oben (pag. 1279) beschriebenen Weise verschliesst. Dieser Defect bezieht sich nur auf die hintere verengerte Parthie des Darmkanals im Bereiche des Rumpfabschnittes, da das Darmrudiment der Schwanzregion keine weitere Höhergestaltung erfährt und andererseits der prächordale Abschnitt des Darmes sich an der Abfaltung des Mesoderms und der Chorda nicht betheiligt. Der in Rede stehende verengte subchordale Rumpftheil des Darmes stellt nach Verschluss des erwähnten Defectes ein nach hinten ragendes, blind endigendes Divertikel dar (Fig. 754 *A*, *d* pag. 1284), welches nach Kowalevsky sich in jenen Stadien, in denen der Schwanzabschnitt sich schärfer vom Rumpfe trennt, ein wenig mit seiner Spitze nach der Dorsalseite krümmt, wodurch der Zusammenhang mit dem zelligen Entodermstreif der Schwanzregion (*sc*) aufgehoben wird. Auf diese Weise wird die bereits oben (pag. 1290) erwähnte Degeneration dieses letzteren Darmabschnittes eingeleitet, welche dahin führt, dass die Zellen desselben in ihrem Zusammenhange sich lockern und Blutkörperchen ähnlich werden. Wir finden dann im Schwanzabschnitte unter der Chorda einen anscheinend mit Blutkörperchen erfüllten Hohlraum, welcher mit den Räumen des Pseudocöls nach vorne in directer Communication steht.

Nach Kowalevsky, welchem die meisten späteren Autoren (Kupffer, Seeliger) beistimmten, sollte aus der prächordalen Erweiterung der Darmanlage der Kiemendarm hervorgehen, während das nach hinten gerichtete subchordale Divertikel (*d*) durch einfaches Auswachsen die übrigen Theile des Darmkanals (Oesophagus, Magen, Intestinum) liefern sollte. Dieses Divertikel sollte sich bei fortschreitendem Längenwachsthum zu einer Schlinge einkrümmen, an welcher wir einen nach rechts und abwärts steigenden Ast, ein ventrales queres Verbindungsstück und eine nach links und aufwärts ziehende, blind endigende Parthie unterscheiden könnten. Aus dem rechtsseitigen Ast sollte der Oesophagus, aus dem Verbindungsstück der Magen, und aus dem linken, aufsteigenden Ast das Intestinum hervorgehen (vgl. *d* und *ed* in Fig. 755 und *oe*, *m* und *ed* in Fig. 757). Das blinde Ende gewinnt erst während des Larvenlebens eine Communication mit dem linksseitigen der beiden sog. Cloakenbläschen, Ectodermeinstülpungen, von denen wir weiter unten sprechen werden. Hierdurch erscheint die Afteröffnung gebildet.

Von dieser Schilderung weichen Van Beneden und Julin (No. 10) insofern ab, als sie aus dem obenerwähnten, hinteren Darmdivertikel durch directes Auswachsen nur den absteigenden Ast der definitiven Darmschlinge (bestehend aus Oesophagus und Magen) hervorgehen lassen, während das Intestinum von der ventralen Fläche der Magenerweiterung durch secundäre Divertikelbildung hervorknospt. Die Ursprungsstelle dieses secundär gebildeten nach links und aufwärts gerichteten Blindsackes soll ziemlich weit vorne, fast prächordal, gelegen sein. Wir werden unten, (pag. 1421) sehen, dass die genannten Autoren dieser Beobachtung theoretische Bedeutung beimessen.

Die Mundöffnung der Larve (aus welcher die Ingestionsöffnung des ausgebildeten Thieres hervorgeht) wird erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve gebildet. Das zipfelförmige, vorderste Ende des Darmkanals wendet sich dicht vor der Sinnesblase nach der Dorsalseite. Dort stösst es an eine Einstülpung, welche aus einer verdickten Zellscheibe des Ectoderms entstanden ist. Indem die beiden blinden Enden sich an-

einander legen und daselbst ein Durchbruch stattfindet, ist die Mundöffnung gebildet (*i* in Fig. 754 und 755 pag. 1286).

Der Endostyl entwickelt sich als ventrale von zwei seitlichen Längswülsten begleitete Flimmerrinne im Bereiche des Kiemendarmes. Auf die histologischen Details dieser Bildung kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei diesbezüglich auf die Mittheilungen von R. Hertwig, Fol und Seeliger (No. 50) verwiesen. Erwähnt sei jedoch, dass diese Bildung an der Larve keine rein ventrale Lagerung einnimmt, sondern dass ihr vorderer Abschnitt sich ziemlich stark nach aufwärts gegen die dorsal gelegene Mundöffnung emporrichtet (*es* in Fig. 757). Nach neueren Mittheilungen von Willey (No. 54 *a*) liegt die Endostylanlage ursprünglich im vordersten Abschnitte des Kiemendarmes und nimmt daselbst eine dorsoventrale Lage ein. Erst später rückt dieselbe weiter nach hinten und erhält eine ventrale Lage. Diese Beobachtung ist hinsichtlich des Vergleiches mit Amphioxus, bei welchem die Endostylanlage eine ähnliche Verschiebung erleidet, von Wichtigkeit.

Die sogenannte darmumspinnende Drüse entsteht als ein an der Grenze des Magens und Intestinums entspringendes, sich vielfach verästelndes Divertikel, dessen Ramificationen sich an der Oberfläche des Enddarms ausbreiten, wo sie anastomosirend ein Netzwerk bilden (*dr* in Fig. 762 *A*, pag. 1303). Sie wird von Willey (No. 54 *a*) mit dem Leberblindsack von Amphioxus homologisirt.

Peribranchialraum, Cloakenhöhle. Die ersten Anlagen, welche zur Ausbildung der Cloakenhöhle führen, finden sich kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve in der Gestalt eines Paares dorsalwärts an der Grenze der Sinnesblase und des Rumpfganglions gelegenen Ectodermeinstülpungen, welche Metschnikoff, der sie zuerst beobachtete, als paarige Cloakenbläschen bezeichnet hat (Fig. 754 *cl*, pag. 1284). Indem diesen Einstülpungen jederseits ein Divertikel des Kiemendarmes entgegenwächst und mit denselben verschmilzt, entsteht die erste Kiemenspalte (Fig. 755 *k'* pag. 1286). Nach Kowalevsky bildet sich bei Phallusia bald auf gleiche Weise ein zweites, hinter dem ersten gelegenes Paar von Kiemenspalten (*k''*). Wenn wir der Auffassung von Kowalevsky und Seeliger folgen wollten, so würden die Cloakenbläschen, indem sie sich erweitern, zu den paarigen Hälften des Peribranchialraumes auswachsen. Letzterer wäre dann durchaus von Ectoderm bekleidet, und die von den Kiemenspalten durchbrochene Wand des Kiemenkorbes würde an ihrer inneren Seite von Entoderm, an ihrer äusseren Seite von Ectodermepithel überzogen sein. Es würde auf diese Weise vielleicht gerechtfertigt erscheinen, den Peribranchialraum der Ascidien mit dem von Amphioxus zu homologisiren; auf jeden Fall würden über die Homologie der Kiemenspalten in beiden Gruppen kaum Zweifel entstehen können. Eine andere Auffassung wird aber von Van Beneden und Julin (No. 9 und 10) vertreten. Die erste Kiemenspalte entsteht bei den Ascidienlarven, indem ein ziemlich gestrecktes Entodermdivertikel jederseits mit dem entsprechenden Cloakenbläschen, das nach den genannten Autoren niemals sehr umfangreich wird, verschmilzt. Die Ascidienlarven stehen auf diesem Stadium durchaus auf jener Entwicklungsstufe, welche die Appendicularien zeitlebens einnehmen, bei denen auch jederseits ein Kiemengang den Pharynx mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Diese Gänge repräsentiren ein Paar von Kiemenspalten, und dieses Paar bleibt bei den Ascidien wie den Appen-

dicularien das einzige. Bei den Ascidien erleiden die Kiemengänge secundär eine beträchtliche Erweiterung, wodurch die Peribranchialräume entstehen. Da die Kiemengänge zum grossen Theile entodermalen Ursprunges waren, so ist auch ein grosser, allerdings nicht genau abzugrenzender Theil der Peribranchialräume von Entoderm ausgekleidet. Dieselben können daher der Kiemenhöhle von Amphioxus nicht gleichgesetzt werden, und die später auftretenden Durchbrechungen ihrer inneren Wand sind den Kiemenspalten von Amphioxus und der Vertebraten in keiner Weise homolog, daher sie auch von den Autoren als Branchialstigmen (stigmates branchiaux) von den echten Kiemenspalten unterschieden werden. Wir stehen den Ausführungen Van Beneden und Julin's etwas zweifelhaft gegenüber. Die Entstehung der Peribranchialräume bei den Ascidien erscheint uns noch nicht genügend aufgeklärt, um so wichtige Schlussfolgerungen zu begründen. Es sei darauf hingewiesen, dass für den Embryo der Pyrosomen die rein ectodermale Entstehung der Peribranchialhöhlen wohl kaum zweifelhaft sein kann (vgl. unten pag. 1315). Das Gleiche scheint auch für die Dolioliden zu gelten (vgl. unten die Angaben über die Anchinia-Knospen pag. 1387). Im Uebrigen dürfen wir wahrscheinlich die Verhältnisse der Appendicularien nicht ohne Weiteres als ursprüngliche betrachten. Da durch Moss (No. 5) eine Appendicularie mit doliolum-ähnlicher Kieme und zahlreichen Kiemenspalten bekannt geworden ist, werden wir die Respirationsorgane der übrigen Appendicularien als rückgebildete Formen zu betrachten haben.

Ueber die weiteren Umbildungen des Kiemenkorbes werden wir bei der Metamorphose der festgesetzten Larve zu sprechen haben, wenngleich in einzelnen Fällen die Vermehrung der Kiemenspalten bereits bei den freischwimmenden Larven beginnt (Botryllus larve, Distaplia-larve, Fig. 817 pag. 1367).

Neuerdings hat sich sowohl Lahille (No. 38), als auch Willey (No. 54a) für die rein ectodermale Entstehung der Peribranchialsäcke ausgesprochen. Nach Lahille gehen dieselben bei den Didemniden durch Erweiterung aus den Cloakenbläschen hervor. Dann verschwindet ihre äussere Oeffnung, und es entsteht an der Dorsalseite eine unpaare Ectodermeinstülpung, die Cloakeneinstülpung, welche erst secundär mit den Peribranchialsäcken in Verbindung tritt. Willey (No. 54a) hat als Vorläufer der Einstülpung der Cloakenbläschen bei Clavellina eine längs verlaufende Rinne beobachtet, aus deren hinterem Ende die Cloakenbläschen sich entwickeln. Willey ist demnach geneigt, eine Homologie der Peribranchialcavität der Ascidien und des Amphioxus anzunehmen.

Die äusseren Mündungen der beiden Peribranchialräume (Fig. 758 *p*) rücken immer mehr nach der dorsalen Mittellinie gegen einander, bis sie sich erreichen und mit einander verschmelzen. Es entsteht auf diese Weise die Cloaken- oder Egestionsöffnung (Fig. 757 *e*). Van Beneden und Julin (No. 9) haben darauf hingewiesen, dass bei dieser Verschmelzung die zwischen beiden Mündungen gelegene Ectodermparthie in die Tiefe einsinkt, und aus dieser Einsenkung geht der eigentliche Cloakenraum, d. i. der die beiden Peribranchialhöhlen verbindende unpaare Abschnitt hervor, welcher demnach von Ectoderm ausgekleidet ist.

Das Intestinum, welches schon früher mit dem linken Cloakenbläschen in Verbindung getreten war (vgl. oben pag. 1291) mündet nun in die Cloakenhöhle.

Herz, Pericardium und Epicardium. Es ist das Verdienst Seeliger's, den Nachweis erbracht zu haben, dass das Herz und das Pericardium der Ascidien entodermale Bildungen sind, deren erste Anlage in Form eines von dem Kiemendarm zwischen dem hinteren Endostylende und dem Oesophaguseingang ausgehenden Blindsackes zu erkennen ist. Ein von diesem Blindsacke sich abschnürendes Bläschen (Fig. 757 *pc*) stellt die gemeinsame Anlage des Pericardialsackes und des Herzens dar. Der zurückbleibende Rest des Blindsackes (*ep*) wurde von Van Beneden und Julin als Epicardium bezeichnet. Die genannten Forscher haben die Angaben Seeliger's im Wesentlichen bestätigt, wenngleich sie im Detail mehrfach von ihm abweichen. Von ihnen wurde die Bedeutung des Epicards für die Knospung, sowie die ursprünglich doppelte Anlage der in Rede stehenden Bildungen erkannt.

Die erste Anlage der betreffenden Organe wurde in der Form zweier solider Zellstränge beobachtet, welche der ventralen Darmwand nahe der Einmündungsstelle des Oesophagus dicht anliegend neben einander hinlaufen. Ueber den Ursprung dieser Zellstränge (Procardium) lauten die Angaben weniger bestimmt. Van Beneden und Julin zweifeln nicht daran, dass sie sich von dem entodermalen Darmepithel ablösen. Das Gleiche hat neuerdings Willey (No. 54*a*) beobachtet, welcher allerdings die Procardialanlage unpaar fand und auch hinsichtlich der weiteren Entwicklung nicht völlig mit Van Beneden und Julin übereinstimmt. Regelmässig erscheint der linke Procardialstrang mächtiger als der rechte. Bald gewinnen die Stränge im Inneren eine Höhlung, wodurch sie in Schläuche umgewandelt werden. In späteren Stadien verschmelzen diese Schläuche mit ihren hinteren Enden, während sie sich nach vorne in den Kiemendarm öffnen. Die ganze Anlage besteht nun aus einem hinten einfachen Blindsack (Fig. 758 *B*, *ep* und *pc*), welcher sich nach vorne in zwei Röhren gabelt, die gesondert in den Kiemendarm (Fig. 758 *A*, *ep.o*) münden. Von dem hinteren Blindsack schnürt sich ein Säckchen ab (Fig. 758 *C*, *pc*), welches die gemeinsame Anlage des Herzens und des Pericards darstellt.

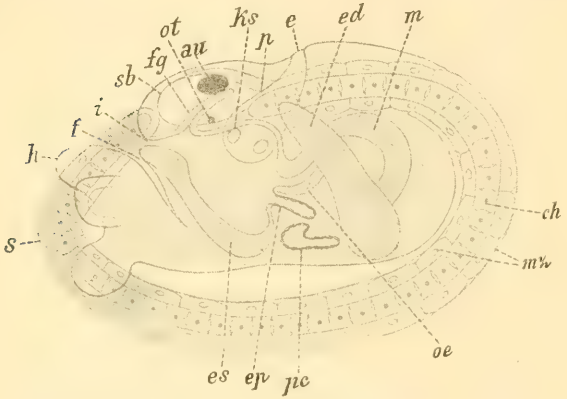


Fig. 757. Linke Seitenansicht eines Clavellina-Embryos (nach Seeliger).

au Auge, *ch* Chorda, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *f* Einfaltung der Körperfläche für die nach dem Festsetzen eintretende Umrollung, *fg* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *mz* Muskelzellen des Schwanzes, *oe* Oesophagus, *ot* Gehörorgan, *p* Peribranchialsack, *pc* Pericardium, *s* Larvenschwanz, *sb* Sinnesblase.

Das Lumen des abgeschnürten Säckchens (*pc*) ist die spätere Pericardialhöhle. Die Gestalt des Säckchens erscheint dadurch complicirt.

dass seine dorsale Wand der ganzen Länge nach rinnenförmig in das Innere eingestülpt wird. Das Säckchen gewinnt dadurch einen halbmondförmigen Querschnitt. Das Lumen der so entstandenen Einstülpung ist die spätere Herzhöhle (*h*). Der eingestülpte Theil der Wand des Säckchens wird zur Herzwand, während der nicht eingestülpte Theil derselben sich zum Pericardialepithel umwandelt.

Das Lumen des Herzens ist demnach der geschilderten Entstehung zufolge ein Raum, welcher durch Einstülpung der äusseren Oberfläche des Pericardialsäckchens entstanden ist. Dieser Raum communicirt mittelst der langgestreckten dorsalen Einstülpungsöffnung mit den lacunären Bluträumen des umgebenden Mesenchyms. Diese Communication wird in späteren Stadien durch eine dem Epicardium entstammende Lamelle zum Theil verschlossen; sie erhält sich jedoch am vorderen und hinteren Ende als vordere und hintere Oeffnung des so entstandenen Herzrohres.

Die nach Abschnürung des Pericardialsäckchens übrig bleibenden Theile der procardialen Anlage werden von nun an als Epicardium

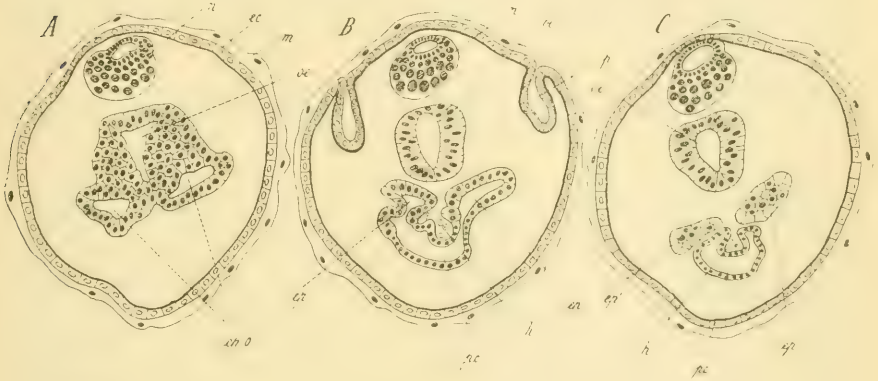


Fig. 758. Drei auf einander folgende Querschnitte durch die Rumpfregion einer Clavellina-Larve (schematisch nach Van Beneden und Julin).

A zeigt das hintere, blinde Ende des Kiemensackes mit den Einmündungsstellen des Oesophagus und der Epicardialtuben (*ep.o*).

B zeigt die Verbindung der Epicardialtuben (*ep*) und des Pericardialsäckchens (*pc*).

C zeigt die blinden Enden der Epicardialtuben (*ep'*) und das davon gesonderte Pericardialsäckchen (*pc*).

ec Ectoderm, *ep* Epicardialtuben, *ep'* blinde Enden der Epicardialtuben, *ep.o* Mündungsstellen der Epicardialtuben, *h* Herzhöhle, *m* Cellulosemantel, *n* Neuralrohr, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäckchen, *pc* Pericardialhöhle.

bezeichnet. Sie bestehen, wie früher, aus einem hinteren unpaaren Divertikel (sac épicardique), welches sich nach vorne in zwei paarige Epicardialröhren (tubes épicardiques) gabelt, die ihrerseits rechts und links von der Medianlinie in den Kiemendarm einmünden (Fig. 758 *A*). Die Stelle dieser Einmündung befindet sich zwischen dem hinteren Ende der Hypobranchialrinne und dem Oesophaguseingang. Der hintere Blindsack des Epicards wächst nun beträchtlich nach hinten aus. Er gelangt hierbei an die Dorsalseite der Herzanlage (Fig. 760 *C*, *ep* und *h* pag. 1300), welcher er sich so dicht apponirt, dass seine ventrale Wand zum Verschlusse der dorsalen Oeffnung des Herzens — wie wir oben gesehen haben — herangezogen wird (dorsale Herzraphe).

Das Epicardium ist eine Bildung, welche für die Production von Knospen von grösster Bedeutung ist. Indem es nach hinten immer mehr und mehr auswächst, gelangt es in den Stolo (Fig. 760 *C*, *st*), in welchem es die stoloniale Querscheidewand darstellt. Dabei wird es in dorsoventraler Richtung so sehr comprimirt, dass seine beiden Lamellen sich dicht an einander legen und (bei Clavellina) vollständig mit einander verschmelzen. Die epicardiale Querscheidewand trennt in dem Stolo zwei Bluträume, in denen sich das Blut in entgegengesetzter Richtung bewegt. Da dies Querseptum nicht völlig bis an das blinde Ende des Stolo heranreicht (Punkt *x* in Fig. 816 pag. 1366), so gehen an dieser Stelle die beiden Bluträume in einander über. Von der Bedeutung des Epicardiums für die Ausbildung der Knospen werden wir noch unten (pag. 1361 ff.) zu sprechen haben.

Die Herzwand besteht aus einem Plattenepithel, welches mit dem Pericard direct zusammenhängt und sich zu diesem verhält, wie viscerales Blatt und parietales Blatt. In späteren Stadien scheiden die Zellen der Herzwand an ihrer dem Herzlumen zugewandten Fläche Muskelfibrillen ab, welche eine deutliche Querstreifung erkennen lassen. Ein Endocard fehlt dem Herzen der Ascidien ebenso, wie ihre Gefässe der endothelialen Wand entbehren.

E. Ueberblick über die Organisation der freischwimmenden Larve (Fig. 755 und 760 A).

Es ist zu bemerken, dass die Höhe der Organisation im Momente des Ausschlüpfens bei den verschiedenen Arten und selbst bei den Individuen derselben Art beträchtlichen Schwankungen unterliegt.

Die Gestalt der Larve, deren Entwicklung wir im Vorhergehenden genauer geschildert haben, erinnert einigermaassen an die einer Kaulquappe. Wir unterscheiden einen vorderen rundlichen, etwas in die Länge gestreckten Körperabschnitt (Kopf- und Rumpfregion), dessen vorderstes Ende durch die drei Haftpapillen Fig. 760 *hp*) gekennzeichnet ist, und einen seitlich comprimirten längeren Ruderschwanz. Die Ausbildung der Ruderflosse, in welcher man eine flossenstrahlenähnliche Streifung (Fig. 760 *A*) bemerken kann, ist nur durch eine Erhebung der Mantelsubstanz bedingt (Fig. 756 *fl*), welche die gesammte Körperoberfläche überdeckt und auch über die Mund- und Cloakenöffnung hinwegzieht.

Die Axe des Schwanzabschnittes wird durch die Chorda eingenommen, welche nach vorne bis in die Rumpfregion reicht. Ueber derselben liegt das Neuralrohr, während ein unter derselben hinziehender, sich bald auflösender Zellstrang das Rudiment des der Schwanzregion zukommenden Darmabschnittes darstellt. Die Seiten dieses Körperabschnittes werden von den mächtigen, nach der ganzen Länge des Schwanzes sich ausdehnenden Muskelbändern eingenommen.

In der vorderen Körperregion finden wir das Neuralrohr zur Bildung einer Sinnesblase (Fig. 760 *sb*) und eines dahinter folgenden Rumpfabschnittes (*r*) angeschwollen. Der Darmkanal gliedert sich in den Kiemendarm, Oesophagus, Magen und das Intestinum. Die Mundöffnung (Ingestionsöffnung *i*) ist durchgebrochen. Sie zeichnet sich durch ihre dorsale Lagerung aus. In ihrer Nähe mündet die an die Basis der Sinnesblase heranreichende Flimmergrube (*fl*) in den Kiemendarm. Das Intestinum öffnet sich in die Cloakenhöhle, welche sich durch Vereinigung der beiden ursprünglich getrennten Peribranchialsäcke ausgebildet hat.

Es ist nun schon eine einheitliche Cloakenöffnung (Egestionsöffnung *e*) vorhanden. Die Zahl der zur Entwicklung gekommenen Kiemenspalten ist für die einzelnen Arten eine wechselnde.

Herz (*h*), Pericardium und Epicardium (*ep*) sind zur Entwicklung gekommen. Das Herz pulsirt bereits; der Endostyl (Hypobranchialrinne *es*) ist ausgebildet. Das Mesenchym differenzirt sich in Bindegewebe, Blutgewebe und in die ersten Anlagen der definitiven Körpermuskulatur.

Wie man sieht, weist die freischwimmende Larve (Fig. 760 *A*) bereits die typische Organisation der ausgebildeten Ascidie auf. Die weiteren Umwandlungen, welche nach erfolgter Festsetzung vor sich gehen, sind daher verhältnissmässig geringfügige. Sie beziehen sich auf die Rückbildung der provisorischen Larvenorgane, die höhere Ausbildung der definitiven Organe (vor Allem des Kiemendarmes) und die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane (Stolo, Genitalorgane).

Es muss erwähnt werden, dass die freischwimmenden Larven der verschiedenen Ascidien-Familien sich nach mancher Hinsicht von einander unterscheiden. Es muss in dieser Beziehung auf die Beschreibungen und Abbildungen Lahille's (No. 38) verwiesen werden, welcher die Larvenformen auch nach der systematischen Richtung verwerthet hat. Die obige Schilderung bezieht sich vorwiegend auf die Larven von Phallusia und Clavellina. Die Larven der Distomidae (Distaplia) sind durch ihre beträchtliche Grösse und durch die frühzeitige Abschnürung kleiner, sich theilender Knospen ausgezeichnet (Fig. 817 pag. 1367), während in den Larven der Didemnidae ein zweites, durch Knospung entstandenes Individuum zur Ausbildung kommt (vgl. unten pag. 1369). Die Larven der Botrylliden entbehren der drei Haftsaugnäpfe, welche hier nur durch drei conische Fortsätze vertreten erscheinen. Ausserdem sind sie durch das Vorhandensein eines den Körper äquatorial umgebenden Kranzes von erweiterten Mantelgefässen ausgezeichnet. Ganz ähnlich verhalten sich die Larven der Styeliden, während ein derartiger Kranz von Mantelgefässen auch manchen Didemnidenlarven zukommt, welche sich im Uebrigen durch die Ausbildung von Doppelindividuen und das Vorhandensein der Haftsaugnäpfe von den Botryllidenlarven unterscheiden.

F. Festsetzung und rückschreitende Metamorphose.

Als rückschreitende Metamorphose können wir die nach erfolgter Festsetzung vor sich gehenden Umbildungen insofern bezeichnen, als die Sinnesorgane, das Nervensystem und die Locomotionsorgane einer Rückbildung unterliegen. Die übrigen Organsysteme dagegen erfahren vielfach eine weitere Vervollkommnung.

Der freischwimmende Zustand dauert nur einige Stunden. Gleichzeitig mit der Festsetzung erfolgt der Beginn der Rückbildung des Larvenschwanzes. Nach Kupffer heftet sich die zur Festsetzung gelangende Larve (Fig. 760 *B*) nur mittelst einer der drei Haftpapillen (*hp*) an, die übrigen beiden werden rückgebildet. Auch die zur Fixirung verwendete Papille verschwindet bald, so dass die junge Ascidie dann mittelst des die basale Fläche überkleidenden Theiles des Cellulosemantels angeheftet erscheint. In anderen Fällen (Clavellinen) sind es stoloartige Ausläufer des unteren Körperendes, welche die Fixirung besorgen.

Die Rückbildung des Schwanzabschnittes wird dadurch eingeleitet, dass sich die Weichtheile dieser Körperregion von der dieselben um-

gebenden Gallerthülle des Cellulosemantels loslösen und sich aus derselben gegen den Rumpfabschnitt zurückziehen (Fig. 760 *B*), welchem sie dann als kurzer Stummel anhängen. Hierbei werden zunächst die inneren Organe des Schwanzabschnittes immer mehr und mehr in die Leibeshöhle des Rumpfes aufgenommen (Fig. 759). Sie krümmen sich daselbst spiralförmig ein; doch bleiben in diesem spiralförmig aufgerollten Strange noch lange Zeit die einzelnen denselben zusammensetzenden Parthien (Chorda, Muskelzüge, Nervenrohr) in ihrer relativen Lage zu einander erhalten (vgl. Fig. 759 *B*, bei *x*, wo dieser Strang im Querschnitt getroffen ist). Die Rückbildung der Chorda wird nach Kowa-

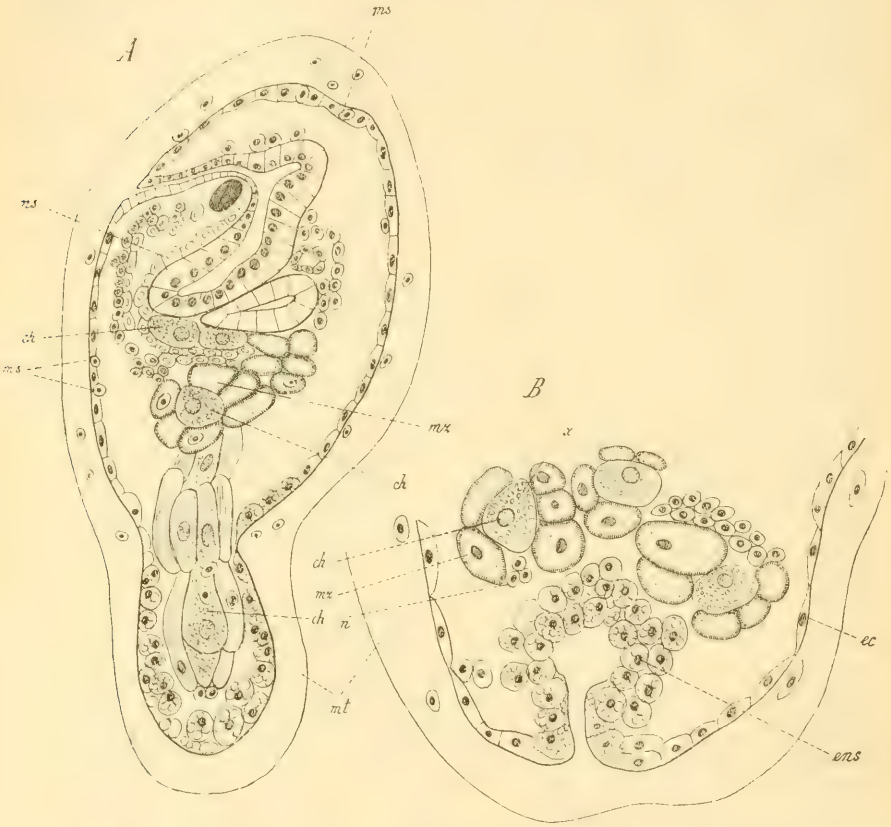


Fig. 759. Rückbildung des Schwanzabschnittes während der Metamorphose der Larve von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A Längsschnitt durch ein jüngeres Stadium.
B Hinterer Abschnitt eines Längsschnittes durch ein älteres Stadium.

ch Chordazellen, *ec* Ectoderm, *ens* eingestülpter epidermoidaler Theil des Schwanzes, *ms* Mesenchymzellen im Begriff das Ectoderm zu durchbohren, *mt* Cellulosemantel, *mz* Muskelzellen des Schwanzes, *n* Nervenzellen des Schwanzabschnittes, *ns* Neuralrohr.

levsky's neuesten Untersuchungen (No. 32) dadurch eingeleitet, dass die Gallertsubstanz der Chorda verschwindet, während die Chordazellen (Fig. 759 *ch*) sich wieder zu einem einfachen Zellstrang anordnen. Die Chordazellen, welche sich durch ihren körnigen Inhalt auszeichnen,

werden schliesslich durch Phagocyten aufgelöst. Das Gleiche ist mit den Muskelzellen der Fall. Die Ectodermzellen gehen bei der Verkürzung des Schwanzabschnittes in eine höhere Gestalt über (Fig. 759 *A*). Gleichzeitig lagern sich in ihnen rundliche, stark lichtbrechende Körperchen ab, so dass sie den sog. Körnchenkugeln der Muscidenpuppen (vgl. oben pag. 870) ähnlich werden. Wenn die inneren Organe des Schwanzabschnittes vollkommen in die Leibeshöhle des Rumpfes aufgenommen worden sind, so wird das Ectoderm nach innen eingestülpt (Fig 759 *B*, *ens*). Diese Einstülpung schnürt sich bald vollständig von der Epidermis der Larve ab, und stellt dann eine in der Leibeshöhle liegende, geschlossene Blase dar, deren Zellen sich jedoch bald in ihrem Verbande lockern, wobei das Lumen der Blase verschwindet, so dass schliesslich bloss ein Haufen desaggregirter, allmählich zerfallender Körnchenzellen übrig bleibt. Die Gallerthülle (Fig. 760 *C*, *ss*) des Schwanzabschnittes geht endlich auch verloren, sei es, dass sie einfach eingezogen wird, wie Kupffer beobachtete, oder dass sie abgeworfen wird, wie Seeliger in Uebereinstimmung mit Milne-Edwards behauptet.

Die Festsetzung der Larve wird mittelst des vorderen Körperendes vollzogen, wobei die Mundöffnung (Ingestionsöffnung) dem Anheftungspunkte genähert erscheint (Fig. 760 *B*). An der ausgebildeten Ascidie dagegen bezeichnet die Mundöffnung das dem Anheftungspunkte gegenüberliegende Ende der Hauptaxe des Körpers (Fig. 760 *C*). Diese Lageverschiebung der Mundöffnung ist der Ausdruck einer nach erfolgter Festsetzung sich vollziehenden Rotation des Körpers um seine Queraxe unter beträchtlicher Streckung der zwischen dem Munde und dem Anheftungspunkte gelegenen Körperparthie. Diese Streckung wird bei Clavellina nach Seeliger dadurch ermöglicht, dass sich vor dem Munde eine tiefe Einfaltung der Körperoberfläche ausbildet (Fig. 757, 760 *A* und *B*, *f*), durch welche ein vor dem Munde gelegener, die Haftpapillen tragender Körpertheil sich von dem übrigen Körper etwas absondert. Dieser stellt den Basalabschnitt der jungen Clavellina dar und wächst zu dem bald sich verästelnden Stolo aus. Die oben erwähnte Einfaltung ermöglicht es, dass der Körper der Clavellina, welcher ursprünglich mit seiner Längsaxe senkrecht zur Basalebene (Anheftungsfläche) gestellt war, sich zunächst schief gegen dieselbe neigt, dann sich mit seiner Längsaxe parallel zu derselben lagert, um sich zum Schluss sogar derart emporzurichten, dass nun die Mundöffnung dem Anheftungspunkte gegenüberliegt. Die sich so vollziehende Rotation um eine Queraxe, auf welche Kupffer und später Seeliger aufmerksam gemacht haben, beträgt sonach nahezu 180°. Es ist von Interesse, die Umwandlungen, welche sich an der Ascidienlarve nach der Festsetzung vollziehen, mit denen der Cirrhipedien und der Pedicellinalarve zu vergleichen, bei denen zum Theil ganz analoge Verhältnisse zu erkennen sind.

Einer ähnlichen Degeneration, wie die Organe des Schwanzabschnittes durchlaufen, fällt auch das larvale Nervensystem anheim. Die vordere Sinnesblase collabirt, ihre Elemente runden sich ab und verlieren den Zusammenhang. Man kann noch eine Zeit lang die nach dem Untergang der Sinnesorgane übrig bleibenden Pigmentklumpen in der Leibeshöhle der jungen Ascidie beobachten. Später gelangen die degenerirten Elemente in den Blutkreislauf, wo sie wahrscheinlich völlig zerfallen (vergl. oben pag. 1290). Einem gleichen Zerfalle unterliegt die aus grossen Ganglienzellen bestehende Anhäufung an der Ventralseite des Rumpfganglions. Das Centralnervensystem der jungen Ascidie entsteht nach Van Beneden und Julin (No. 9) aus jenen Elementen, welche im

Bereiche des Rumpfganglions den Centralkanal umschliessen und sich nach vorne auf die linke Ausbuchtung der Sinnesblase fortsetzen. Es liefern hierbei die der Gehirnblase entstammenden Elemente das definitive Ganglion, während die Elemente des Rumpfganglions einen von

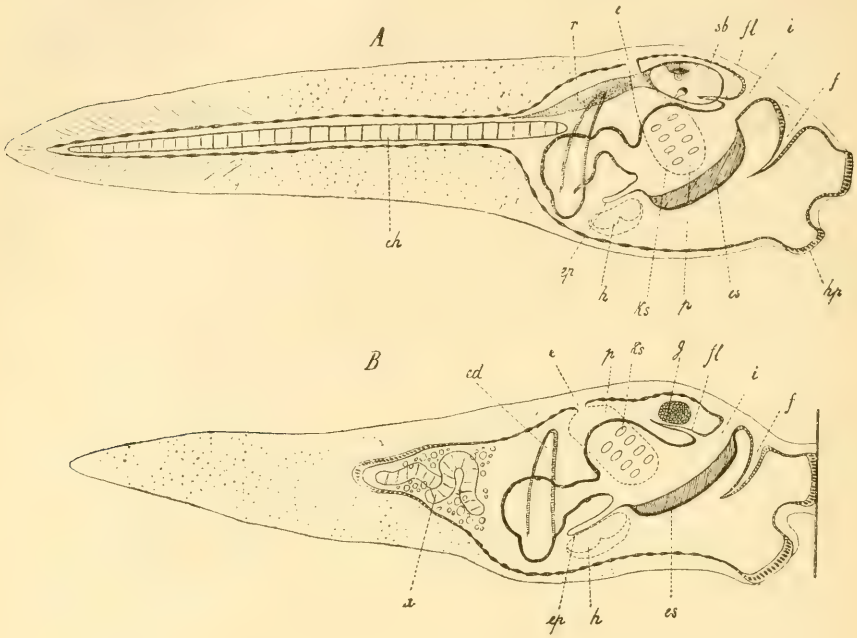


Fig. 760. Schema der Umwandlung der Larve von Clavellina während und nach der Festsetzung (hauptsächlich im Anschlusse an Seeliger).

A freischwimmende Larve.

B eben festgesetzte Larve.

C älteres, metamorphosirtes Stadium.

ch Chorda, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *f* Ectodermfalte, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Herz, *hp* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *p* Peribranchialraum, *r* Rumpfantheil des Medullarrohres, *s* Stoloscheidewand, *sb* Sinnesblase, *ss* abgestossene Cellulosehülle des Schwanzes, *st* Stolo prolifer, *x* in Rückbildung begriffene Organe des Larvenschwanzes.

Van Beneden und Julin aufgefundenen, gangliösen Zellstrang (cordon ganglionnaire viscéral) produciren, welcher, vom Gehirne zunächst in der dorsalen Medianlinie nach hinten ziehend, der Dorsalwand des Kiemenkorbes eingelagert ist, dann aber nach links abweicht, an der linken

Seite des Oesophagus verläuft und zwischen den beiden Leberdivertikeln endigt.

Nach vollzogenem Durchbruch der Gallerte entsprechend der Ingestions- und Egestionsöffnung ist die Wasseraufnahme und Nahrungsaufnahme ermöglicht.

Bei der Weiterbildung des **Kiemenkorbes** ist vor Allem die Entwicklung neuer Kiemenspalten zu berücksichtigen. Dieselben entstehen

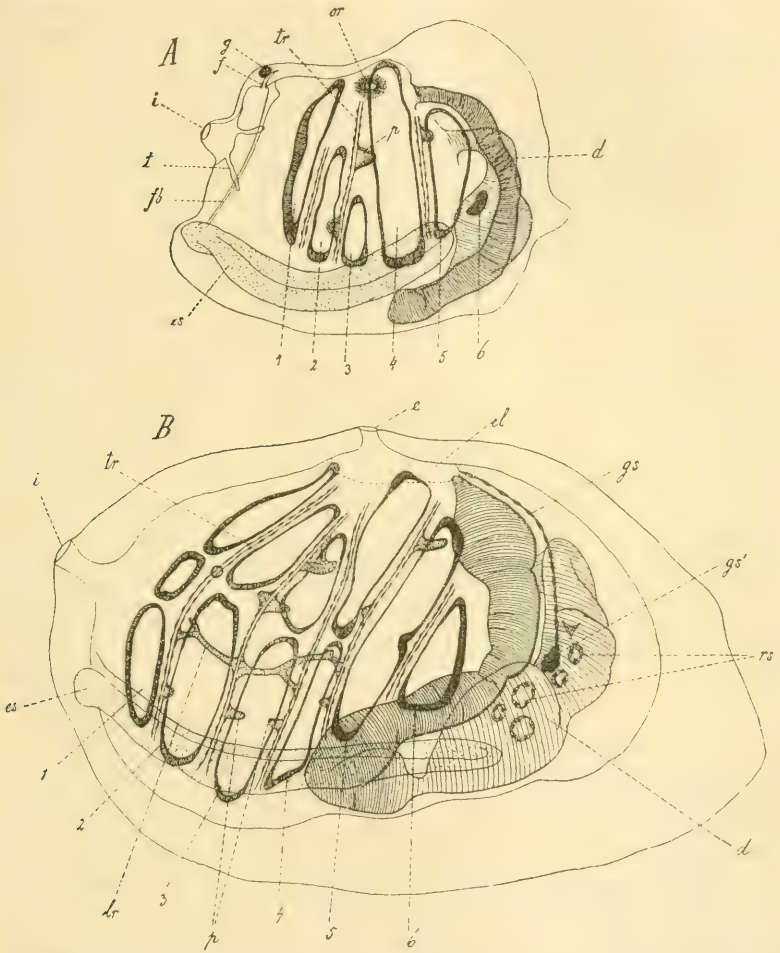


Fig. 761. Zwei junge Stadien von Phallusia scabroides (nach Van eneden und Julin, etwas verändert).

1—6 in *A* die sechs primären Kiemenspalten, in *B* die aus denselben hervorgegangenen Reihen von Kiemenspalten, *cl* Cloakenhöhle, *d* Darmschlinge, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *f* Flimmergrube, *fl* Flimmerbogen, *g* Ganglion, *gs* Genitalstrang, *gs'* Genitalsäckchen, *i* Ingestionsöffnung, *tr* Longitudinalrippen, *or* paarige Anlage der Egestionsöffnung, *p* papillenförmige Anlage der Longitudinalrippen, *rs* Nierensäckchen, *t* Tentakelkranz, *tr* Transversalrippen des Kiemenkorbes.

im Allgemeinen, indem die entodermale Wand der Höhle des Kiemendarmes ein flaches Divertikel entsendet, welches mit der Auskleidung

der Peribranchialhöhle verlöthet. An der Verlöthungsstelle bricht die Kiemenspalte in der Form einer anfangs sehr kleinen Oeffnung durch. Auf diese Weise entsteht bei Phallusia mamillata nach Kowalevsky bald nach der Ausbildung der ersten Kiemenspalte hinter derselben eine zweite (Fig. 755 *k''*), die — wie es scheint — an Grösse bald der ersten gleichkommt. Später entstehen nach Krohn (No. 33) zwischen diesen beiden zwei neue Kiemenspalten und hinter der letzten in der Reihe (der zweiten der Bildung nach) noch eine weitere. Es sind auf diese Weise fünf in einer longitudinalen Reihe angeordnete primäre Kiemenspalten gebildet worden. Die zwischen je zwei benachbarten Kiemenspalten gelegenen Substanzbrücken enthalten je einen Blutsinus (Kiemengefäss Fig. 755 *b*). Später sollen über und unter dieser primären Reihe neue Reihen von Kiemenspalten auftreten. In späteren Stadien soll ferner die Zahl der Kiemenspalten auch dadurch vermehrt werden, dass sich zwischen den vorhandenen neue Spalten, sowie zwischen den Reihen neue Reihen einschieben. Die Kiemenspalten erscheinen zuerst nach der transversalen Richtung verlängert. Später ändern sie ihre Form und strecken sich nach der longitudinalen Richtung.

Ein ganz anderes Gesetz liegt nach Van Beneden und Julin (No. 9) der Vermehrung der Kiemenspalten bei Phallusia scabroides zu Grunde. Hier wird zunächst eine längsverlaufende Reihe von sechs primären Kiemenspalten (1—6 in Fig. 761 *A*) gebildet. Von diesen soll die vierte (4) in der Reihe die zuerst entstandene sein, während die vorderste (1) die zweite der Entstehung nach ist. In dritter Linie entsteht die fünfte (5) in der Reihe, hierauf die zweite (2), während jene Kiemenspalten, welche in der Reihenfolge an dritter (3) und sechster (6) Stelle stehen, zuletzt gebildet werden. Diese sechs primären Kiemenspalten verlängern sich bedeutend nach der queren Richtung (Fig. 761 *B*) und theilen sich, indem sie durch vorwachsende Ausstülpungen der zwischen den Kiemenspalten gelegenen Substanzbrücken durchgeschnürt werden. Auf diese Weise gehen aus den sechs primären Kiemenspalten sechs transversale Reihen von secundären Kiemenspalten hervor. In späteren Stadien sollen zwischen diesen sich neu durchbrechende Kiemenspalten interpoliren.

Bei Clavellina treten nach Seeliger schon an der freischwimmenden Larve zwei transversale Reihen von Kiemenspalten auf (Fig. 760 *A*). Erst spät nach erfolgter Festsetzung kommt noch je eine neugebildete Reihe vor und hinter denselben hinzu. Hier wird die Zahl der Kiemenspalten durch das Auftreten neuer selbständiger Perforationen (also nicht durch Theilung der vorhandenen) vermehrt. Aehnlich verhält sich nach Garstang (No. 21a) die Knospe von Botryllus, während in der Larve die Vermehrung der Kiemenspalten durch Theilung der zuerst angelegten erfolgt. Nach Garstang bietet Pyrosoma mit seinen transversal verlängerten, in einer Reihe angeordneten Kiemenspalten besonders ursprüngliche Verhältnisse dar.

Neuerdings wurde die Entstehung der sechs primären Kiemenspalten (Fig. 761 *A* 1—6) von Willey (No. 54a) an Ciona genauer untersucht. Zunächst entstehen gleichzeitig und anscheinend unabhängig von einander die Spalten 1 und 4. Willey ist geneigt, diese beiden als Theile einer einzigen Spalte, welche durch einen „Zungenbalken", wie bei Amphioxus, von einander getrennt sind, aufzufassen. Die zunächst auftretenden Spalten 2 und 3 schnüren sich von 1 und 4 ab, während 5 und 6 selbstständig entstehen. Willey betrachtet demnach die Spalten 1—4 als durch Abschnürung gesonderte Theile einer einzigen Primärspalte.

Dem Stadium der Fig. 761 *A* würden dann eigentlich nur drei Primärspalten zuzurechnen sein. Indem die sechs vorhandenen Spalten sich in der von Van Beneden und Julin angegebenen Weise theilen, entstehen sechs transversale (quere) Reihen von Kiemenspalten, welche anfangs noch nach der transversalen Richtung verlängert sind (Fig. 761 *B*), später jedoch sich in der Längsrichtung (parallel zum Endostyl) verlängern. Indem diese Stigmen sich sodann nochmals theilen, werden zwischen die bereits vorhandenen sechs Reihen neue transversale Reihen eingeschoben (Willey).

Schon frühzeitig kann man an der Innenseite des Kiemenkorbes zwischen je zwei primären Kiemenspalten eine nach innen vortretende Entodermfalte (Fig. 761 *tr*) erkennen. Das sind die Anlagen der transversalen Rippen. An diesen treten Knöpfchen auf (*p*), von denen nach vorne und hinten Papillen auswachsen. Indem diese Papillen der auf einander folgenden Kiemenbogen sich bis zur Berührung nähern und mit einander verschmelzen, entstehen die Longitudinalrippen (*lr*) des Kiemenkorbes.

Frühzeitig lassen sich auch schon die ersten Anlagen des pericoronalen Kreises (Flimmerbogen Fig. 761 *A, fl*), sowie die vor demselben

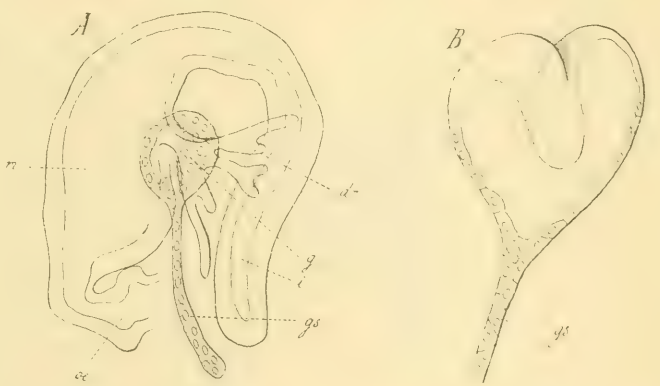


Fig. 762. *A* Dorsalansicht der Darmschleife in der Knospe von Perophora Listeri mit der Anlage der Genitalorgane, *B* etwas älteres Genitalsäckchen (nach Van Beneden und Julin). *g* Genitalsäckchen, *gs* Genitalstrang, *dr* darmumspinnende Drüse, *oe* Oesophagus, *m* Magen, *i* Intestinum.

gelegene des mit Tentakeln (*t*) besetzten coronalen Kreises erkennen. Die Anordnung der Tentakeln zeigt bei ihrem ersten Auftreten ein bilateral-symmetrisches Verhalten.

Wir haben noch die Entwicklung der **Geschlechtsorgane** zu besprechen. Bei den zusammengesetzten Ascidien bringt das aus dem Ei sich entwickelnde Individuum keine Geschlechtsorgane zur Ausbildung. Es pflanzt sich ausschliesslich durch Knospung fort. In gleicher Weise verhalten sich die socialen Ascidien (Ganin). Wir müssen uns daher an die einfachen Ascidien oder an die Knospen der übrigen halten, um die Entwicklung der Geschlechtsorgane zu verfolgen. In beiden Fällen ist der Verlauf der Entwicklung ein so übereinstimmender, dass wir die Knospen von Perophora, welche nach dieser Richtung von Kowalevsky sowie von Van Beneden und Julin (Nr. 10) untersucht wurden, unserer Schilderung als Paradigma zu Grunde legen können.

Die Ascidien sind hermaphroditisch. Die männliche und weibliche Genitalanlage gehen jedoch aus einer gemeinsamen Anlage hervor, welche stets unpaar und median der Darmschlinge dorsalwärts aufgelagert er-

scheint (Fig. 761 *B*, *gs'*, Fig. 825 *E*, *g*, pag. 1376). Wir finden sie an jener Stelle, an welcher der Ausführungsgang der darmumspinnenden Drüse seine ersten Verästelungen aufweist (Fig. 762 *A*). Sie besteht aus einer Anhäufung von Zellen, welche gegenüber den gewöhnlichen Mesenchymzellen keine Unterschiede erkennen lassen, und aus einem einreihigen Zellstrang, welcher nach vorne zieht und das Cloakenepithel erreicht (Genitalstrang Fig. 761 *B*, *gs*).

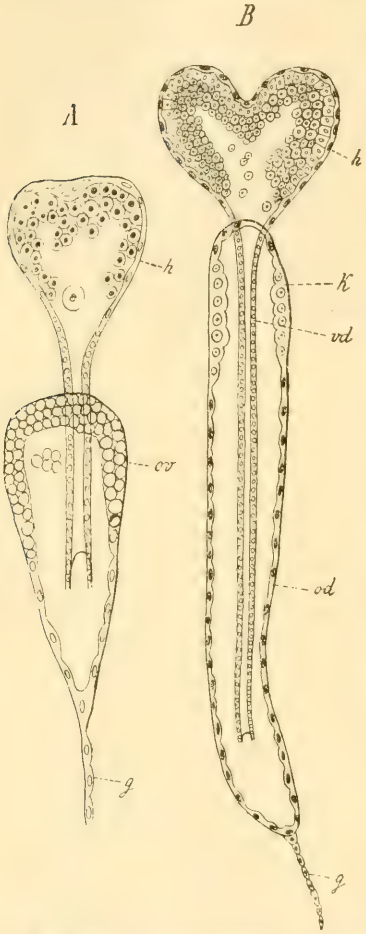


Fig. 763. Spätere Entwicklungsstadien der Geschlechtsorgane in der Knospe von Perophora Listeri (nach Van Beneden und Julin).

g Genitalstrang, *h* Anlage des Hodens, *k* Keimlager des Ovariums, *od* Oviduct, *ov* Anlage des Ovariums, *vd* Vas deferens.

Im nächsten Stadium tritt im Innern der Zellanhäufung eine Höhle auf (Fig. 762 *A*). Die so entstandene blasenförmige Anlage der Genitaldrüsen wird bald durch eine transversale Einschnürung in zwei Divertikel (Fig. 762 *B*) getheilt, von denen das eine die Anlage der männlichen, das andere die Anlage der weiblichen Genitaldrüse und ihres Ausführungsganges darstellt. Von diesen beiden Divertikeln eilt zunächst das innere (mehr ventralwärts gelegene) in der Entwicklung voraus. Es wird flaschenförmig. Seine erweiterte Endanschwellung (Fig. 763 *A*, *h*) wird zum Hoden und lässt bald eine äussere flache Epithelschicht und innere Schichten von Spermamutterzellen unterscheiden. Der verengte Ausführungsgang (Vas deferens *vd*) mündet anfangs in die weibliche Genitalblase. Auch an letzterer ist eine beträchtliche Längsstreckung zu bemerken (Fig. 763). Während nahe dem blinden Ende das Keimepithel (*k*) sich differenzirt, wird der übrige gestreckte Theil der Anlage zum Oviduct (*od*). Gleichzeitig mit der Streckung dieses Oviductabschnittes wird der als Gubernaculum fungirende Genitalzellstrang (*g*) entsprechend verkürzt. Es ist wahrscheinlich, dass der Oviduct sich zum Theil auf Kosten des letztern entwickelt. Auf diese Weise wird das Ende des Oviductes der Cloakenwand immer mehr genähert, bis sie nach dem vollständigen Verschwinden des Genitalstranges die letztere direct berührt. Gleichzeitig hat sich die Einmündungsstelle des Vas deferens dieser Berührungsstelle immer mehr genähert, so dass schliesslich beide Kanäle gesondert in die Cloake münden. Die männliche und weibliche Genitalanlage sind auf diese Weise vollständig von einander getrennt worden. Die weitere Entwicklung der Genitaldrüsen beruht hauptsächlich auf fortschreitender Lappenbildung. In dem weiblichen Keimepithel lassen sich frühzeitig Eier von umgebenden, in-

differenten Zellen unterscheiden. Letztere umhüllen die Eier als Follikel. Bei der fortschreitenden Grössenzunahme der Eier rücken dieselben von ihrem Follikel umhüllt in das umgebende Stroma, so dass sie schliesslich wie die Beeren einer Traube nur durch einen dünnen Ausführungsgang des Follikels mit dem Ovarialepithel zusammenhängen.

In ähnlicher Weise wie die erste Anlage der Genitalorgane bilden sich auch die **Harnbläschen** (Fig. 761 *B*, *rs*) aus, Anhäufungen von Mesenchymzellen, in deren Innerem ein Hohlraum auftritt, welcher anfangs nur seröse Flüssigkeit, später jedoch Harnconcremente enthält (Van Beneden und Julin No. 9).

G. Abgekürzte Entwicklung der Molguliden.

Die Entwicklung jener Formen, deren Eier bis zum Ausschlüpfen der geschwänzten Larven im Mutterleibe verbleiben (Synascidien, Cynthien, Lithonephria), ist nach mancher Hinsicht etwas modificirt und abgekürzt. Merkwürdiger Weise zeigen jedoch einige Molguliden, deren Eier abgelegt werden, die weitgehendste Abkürzung der Entwicklung. Das geschwänzte Larvenstadium kommt hier — wie wir durch Lacaze-Duthiers (No. 36) und Kupffer (No. 35) wissen — gar nicht mehr zur Ausbildung; ja es scheint sogar die Chorda nicht zur Anlage zu kommen. Im Uebrigen scheint die Entwicklung dieser Formen, so weit bisher bekannt geworden ist, nicht wesentlich von der der anderen Ascidien abzuweichen. Nach Ablauf der Furchung der sehr undurchsichtigen Eier erkennt man im Innern des Embryos den dickwandigen primären Darmsack und neben demselben eine Anhäufung grösserer mit Reservenahrungsstoffen erfüllter Zellen. Letztere Anhäufung ist während des weiteren Verlaufes der Entwicklung noch lange Zeit nahe dem hinteren Körperende des Embryos (Fig. 764 *r*) zu erkennen. Sie darf vielleicht als ein Aequivalent des in der Entwicklung unterdrückten Larvenschwanzes betrachtet werden und lässt sich dem Eläoblast der Pyrosomen und Salpen vergleichen. Während die Entwicklung der inneren Organe fortschreitet, wachsen an der Oberfläche fünf fingerförmige Ausstülpungen des Ectoderms (Fig. 764 *f*) hervor, welche nach Grösse und Lage vielfach variiren und später wieder rückgebildet werden. Sie dienen nicht — wie man wohl meinen sollte — zur Anheftung des Embryos bei der Festsetzung. Das Nervensystem (*n*) scheint sich aus einer Ectodermeinsenkung

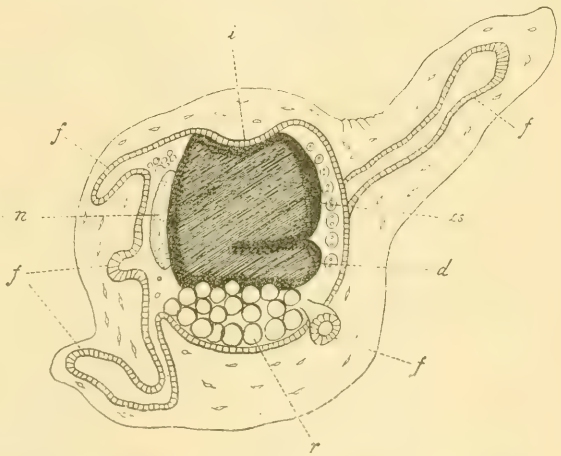


Fig. 764. Embryo von Molgula macrosiphonica (nach Kupffer).

d Anlage des Darmkanals, *es* Endostyl, *f* Körperfortsätze, *i* Anlage der Ingestionsöffnung, *n* Nervensystem, *r* Reservenahrungskugeln.

zu entwickeln. Der primäre Darmsack stellt die Anlage des Kiemendarmes dar. Der eigentliche Darmkanal (*d*) entwickelt sich als Ausstülpung von dem hinteren, dorsalen Winkel des primären Darmsackes. Die Entwicklung der Ingestions- und Egestionsöffnung, des Endostyls, der Kiemenspalten etc. geht wie bei den übrigen Ascidien vor sich.

3. Doliolum.

Die Entwicklung aus dem Ei scheint sich bei Doliolum direct an die der Ascidien anzuschliessen. Wie bei den letzteren, so kommt auch hier ein vermittelst eines Ruderschwanzes sich fortbewegendes Larvenstadium vor, welches zuerst von Krohn (No. 85), später von Gegenbaur (No. 78), Keferstein und Ehlers (No. 81), Grobben (No. 79) und Uljanin (No. 86) beschrieben wurde. Letzterem Forscher verdanken wir überdiess fast die einzigen Angaben über die bisher sehr ungenügend bekannt gewordene Embryonalentwicklung.

Das reife Ei von Doliolum gelangt, von Follikelzellen umhüllt, in die Cloakenhöhle des Mutterthieres, aus welcher es bald in das umgebende Wasser ausgestossen wird. Gelegentlich scheint aber (nach einer Bemerkung von Leuckart No. 98) ein Theil der Embryonalentwicklung innerhalb der Cloakenhöhle des Mutterthieres durchlaufen zu werden. In der Regel wird das Ei erst nach seiner Ausstossung aus der Cloakenöffnung befruchtet, worauf es sich mit einer homogenen Membran umhüllt. Diese Membran (Fig. 765 *m*), welche sich bald von der Oberfläche des Eies abhebt, so dass ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum zwischen der letzteren und dem Häutchen zu erkennen ist, wird von Uljanin als Dotterhaut bezeichnet und weist noch lange an der äusseren Oberfläche Reste des ursprünglich daselbst vorhandenen Follikelepithels (*f*) auf. Da jedoch sowohl von Grobben, als auch von Fol (No. 21) innerhalb der genannten Membran Zellen beobachtet wurden, welche ohne Zweifel den Testazellen der Ascidien entsprechen, so dürfen wir dieselbe vielleicht dem Chorion der Ascidieneier als gleichwerthig erachten.

Die Furchung ist eine totale und nahezu äquale und erinnert durchaus an die oben beschriebene der solitären Ascidien. Ebenso wurde von Uljanin das Blastulastadium und die Invaginationsgastrula (Fig. 765 *A*) beobachtet, welche durchaus den entsprechenden Stadien der Ascidien zu vergleichen sind.

Ueber die weiter folgenden Stadien sind wir nur ganz ungenügend unterrichtet. Das nächste von Uljanin beobachtete Stadium, welches Fig. 765 *B* darstellt, zeigt einen birnförmigen Embryo, in dessen Innerem wir drei gesonderte Anlagen unterscheiden. Eine dorsale grössere Zellmasse (*n*) wird von Uljanin als die hier nicht in Form eines Rohres, sondern einer soliden Ectodermwucherung auftretende Anlage des Centralnervensystems gedeutet, während eine ventralwärts gelegene Zellmasse (*ch*) als Chordaanlage, und eine hintere Zellmasse als Mesoderm (*ms*) in Anspruch genommen wird. Nach Uljanin soll der Urdarm (Archenteron) zur Bildung der Chorda und des Mesoderms aufgebraucht werden, die definitive Darmanlage dagegen ihre Entstehung einer erst später auftretenden, selbstständigen Ectodermeinstülpung verdanken.

Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 765 *C*) erscheint der Embryo mehrfach innerhalb der Eihaut geknickt. Wir können einen erweiterten vorderen Körperabschnitt, dessen Hauptmasse durch die umfangreiche Ganglienanlage (*n*) repräsentirt ist, von einem in zwei Schenkel ab-

geknickten Schwanzabschnitt unterscheiden, in welchem wir bereits die Chorda (*ch*) entwickelt sehen. Durch die ganze Länge beider Körperregionen sind zwei seitliche Mesodermstreifen (*ms*) zur Entwicklung gekommen. Aehnliche Stadien wurden auch von Fol beobachtet (No. 21).

Da die sich nun anschliessenden Stadien (Fig. 766 *A*) bereits im Stande sind, sich vom Grunde des Meeres, auf welchem das abgelegte Ei ruht, zu erheben und vermittelst der Bewegungen ihres langgestreckten Schwanzabschnittes umherzuschwimmen, so werden sie gewöhnlich als Larven bezeichnet, obgleich sie noch von der stark ausgedehnten Eihaut (*m*) umhüllt bleiben, an welcher noch Reste der Follikelzellen zu erkennen sind. Es ist nicht genau bekannt, wann diese Eihaut abgeworfen wird. Der Körper dieser den Ascidienlarven ähnlichen pelagischen

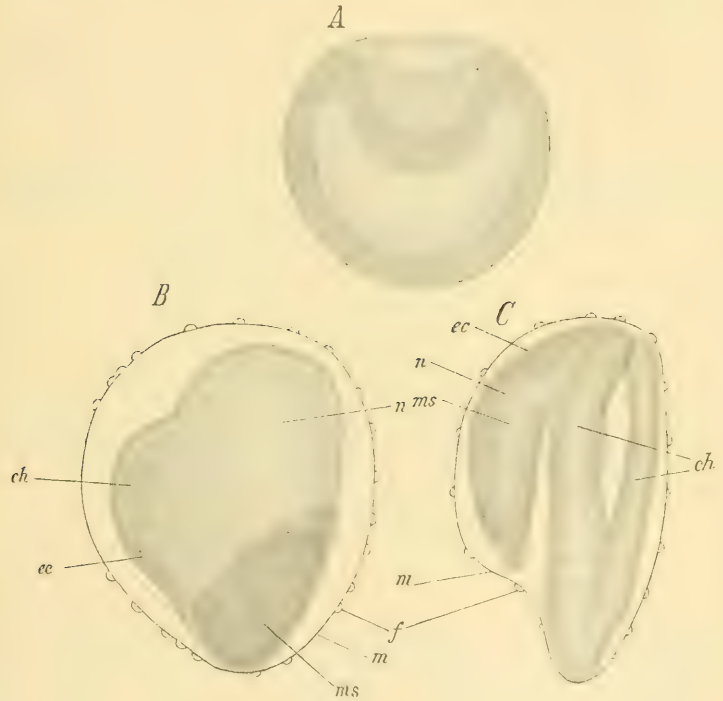


Fig. 765. Drei Embryonalstadien von Doliolum mülleri (nach Uljanin).
A Gastrulastadium, *B* und *C* weiter entwickelte Embryonen.
ch Chorda, *ec* Ectoderm, *f* Follikelzellen, *m* Eihaut (Chorion), *ms* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems.

Entwicklungsstadien ist langgestreckt (Fig. 766 *A*) und durch das Vorhandensein einer die Körpermitte einnehmenden, blasenförmigen Auftreibung des Ectoderms (*eb*) ausgezeichnet, welche durch Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zu Stande kommt. Durch die Entwicklung dieser Blase wird der Körper in einen vorderen und hinteren Abschnitt vollständig getrennt. Aus dem vorderen Körperabschnitt bildet sich das junge Doliolum (ungeschlechtliche oder Ammenform), während die Ectodermblase und der Schwanzabschnitt als provisorische Larvenorgane zu betrachten sind und später rückgebildet werden (Fig. 766 *B*, 767).

Der Bau des Schwanzabschnittes entspricht dem der Ascidienlarven. Derselbe enthält die Chorda (*ch*) und seitliche zu Muskelplatten umgebildete Mesodermstreifen. An dem vorderen Ende des Schwanzabschnittes erscheint ein Theil der Mesodermzellmasse (Fig. 766 *ms''*) nicht zu spindelförmigen Muskelfasern umgewandelt. Von diesem werden später zwei Zellhaufen (*y*) in die Ectodermblase abgegeben, wo sie sich auflösen und in Blutkörperchen umwandeln.

Der vordere Körperabschnitt enthält die sehr umfangreiche Anlage des Centralnervensystems (Fig. 766 *A*, *n*) und den vorderen Abschnitt der seitlichen Mesodermstreifen (*ms'*), welche ebenfalls von ihrem hinteren Ende Elemente in die Ectodermblase abgeben, die sich zu Blutkörperchen umwandeln. Ausserdem erkennt man eine ventralwärts sich bildende Ectodermeinstülpung (*p*), aus welcher der gesammte Darmkanal der

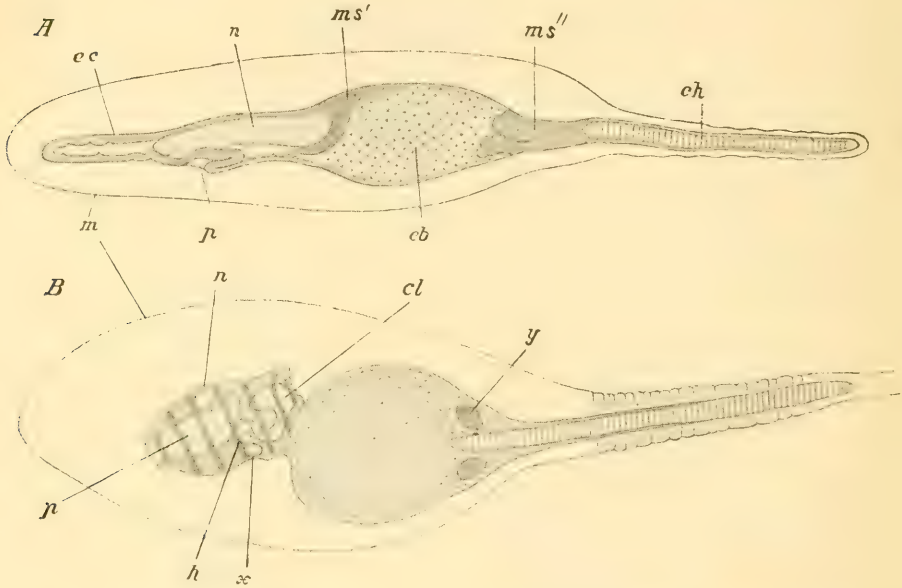


Fig. 766. Zwei sog. Larvenstadien von Doliolum mülleri (nach Uljanin). *A* jüngeres Stadium, *B* älteres Stadium mit vollständig entwickeltem Tönnchen. *ch* Chorda, *cl* Cloakenhöhle, *eb* Ectodermblase, *ec* Ectoderm, *h* Herz, *m* Eihaut, *ms'* vordere Mesodermanlage, *ms''* hintere Mesodermanlage, *n* Nervensystem, *p* Pharynxhöhle, *x* Mesodermanlage des Stolo, *y* Mesodermanhäufungen.

Ammenform hervorgeht. Zunächst entwickelt sich aus dieser Einstülpung durch Erweiterung derselben direct der sog. Pharyngealraum (Fig. 766 *B*, *p*), während der Darm im engeren Sinne aus einem soliden Zapfen hervorgeht, welcher im Grunde dieser Einstülpung zur Entwicklung kommt. Sehr bald wandelt sich dieser Zapfen in einen anfangs an beiden Enden blindgeschlossenen Kanal um, welcher sich in Oesophagus, Magen und Intestinum differenzirt und auch die Anlage der darmumspinnenden Drüse erkennen lässt. Erst später gewinnt die Darmanlage ihre Ausmündung nach der Cloakenhöhle (*cl*). Letztere entwickelt sich später als die Pharyngealhöhle aus einer selbstständigen dorsalen Ectodermeinstülpung (*cl* in Fig. 768), welche, indem sie sich vergrössert, sich dicht

an die Hinterwand der Pharyngealhöhle anlegt. Auf diese Weise entsteht die quere, etwas schräg gestellte Kiemenlamelle, in welcher bald die bei der Ammengeneration in vier Paaren (Fig. 832 *A*, *ks*, pag. 1382) vorhandenen Kiemenspalten in der Form kleiner rundlicher Löcher zum Durchbruche kommen. Nach Uljanin sollen die beiden dorsalwärts gelegenen Paare früher zur Entwicklung kommen, als die ventralen.

Die Anlage des Centralnervensystems (Fig. 768 *n*) behält nur in ihrem mittleren Theil ihre ursprüngliche Mächtigkeit bei, während ihr vorderes und hinteres Ende sich bald verschmälern. In dem vorderen, verschmälerten Theil entwickelt sich eine unregelmässig begrenzte Höhle, welche gegen die Pharyngealhöhle durchbricht. Aus diesem Abschnitte geht die Flimmergrube (*fl*) und ein mit derselben in Zusammenhang stehender zarter Kanal hervor, welcher die erstere mit dem subganglionären Körper (dem Homologon der „Glande hypophysaire" der Ascidien) in Verbindung setzt. Aus der mittleren Anschwellung der Nervenanlage entwickelt sich das eigentliche Ganglion und der subganglionäre Körper,

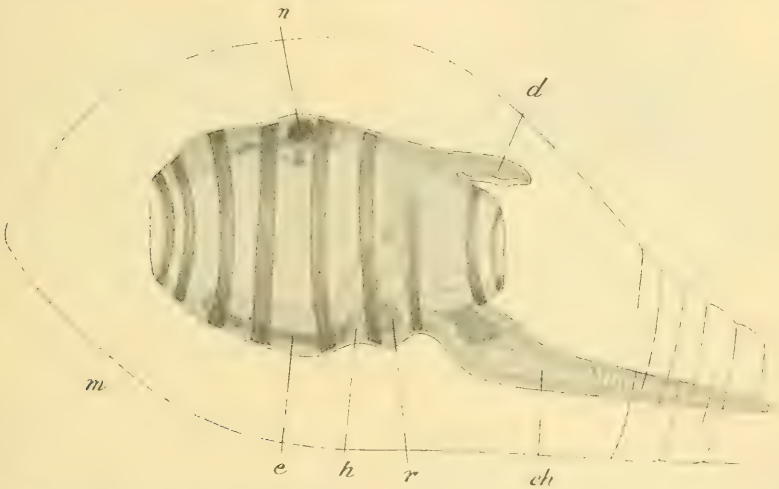


Fig. 767. Junge Ammenform von Doliolum ehrenbergii, mit rudimentärem Larvenschwanz (nach Uljanin).

ch Chordarudiment, *d* sog. Dorsalstolo, *e* Endostyl, *h* Herz und Pericard, *m* Eihaut, *n* Nervensystem, *r* sog. rosettenförmiges Organ (Anlage des Ventralstolo).

während die hintere verschmälerte Parthie zu einem unpaaren, nach hinten verlaufenden Nerven (Nervus branchialis, *nb*, Uljanin) sich umwandelt, in welchem wir vielleicht das Homologon des von Van Beneden und Julin bei den Ascidien gefundenen ganglionären Zellstranges erblicken dürfen (vgl. oben pag. 1300). Später kommen die peripheren Nerven, sowie die Sinnesorgane zur Ausbildung, unter denen besonders das bläschenförmige, der linken Körperseite angehörige Gehörorgan (Fig. 832 *A*, *ot*) zu erwähnen ist, welches seine Entstehung einer Ectodermeinstülpung verdankt, während eine in das Innere rückende Zelle sich in den Otolithen umwandelt. Nach Uljanin soll bei Doliolum mülleri das Gehörorgan zeitlebens auf der Ausbildungsstufe einer napfförmigen Ectodermeinstülpung verbleiben.

Aus dem Mesoderm des vorderen Körperabschnittes entwickeln sich hauptsächlich die Muskelreifen (Fig. 768 *m*), die Pericardialanlage

(Fig. 769 *B*, *h*) und die Mesodermmasse (*ms'*) des ventralen Stolo prolifer der Amme (rosettenförmiges Organ von Keferstein und Ehlers). Es schnüren sich von der Mesodermschicht, welche die Pharyngealhöhle mantelförmig umhüllt, hinten und ventralwärts zwei Zellgruppen ab, von denen die eine dem Ectoderm dicht anliegt und zum Mesoderm des Ventralstolo (*ms'*) wird, während die andere, neben der Darmkanalanlage gelegene, zum Pericardialsäckchen (*h*) sich umbildet, indem im Inneren derselben eine Höhle auftritt und die Zellen sich epithelartig anordnen. Wie bei den übrigen Tunicaten, so geht auch hier das Herz aus einer dorsalen Einstülpung dieses Säckchens hervor[1]). Es muss erwähnt werden, dass der dorsale Abschluss des Herzrohres durch eine histologisch differente Lamelle bewerkstelligt wird (Mittelfeld von Grobben), über deren Entwicklung allerdings nichts Näheres bekannt geworden ist. Immerhin werden wir durch diese Verhältnisse an die Theilnahme der Epicardiallamelle an der Bildung des Ascidienherzens (nach Van Beneden und Julin, vgl. oben pag. 1295) erinnert.

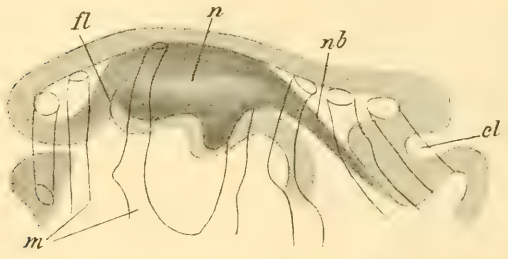


Fig. 768. Dorsale Parthie einer älteren Larve von Doliolum mülleri (nach Uljanin).
cl Cloake, *fl* Flimmergrube, *m* Muskelreifen, *n* Ganglion, *nb* Nervus branchialis.

Die Muskelreifen entwickeln sich in ganz ähnlicher Weise, wie wir dies unten (pag. 1346) nach Leuckart für Salpa democratica schildern werden, durch das Auftreten von fensterförmigen Durchbrechungen in der Mesodermlamelle, durch welche die einzelnen Muskelreifen von einander geschieden werden.

Auf diese Weise sind in den Hauptzügen die wichtigsten Organsysteme der ersten Ammengeneration (Fig. 767, 830, 832 *A*, pag. 1382) angelegt. Wir müssen noch erwähnen, dass an dieser zwei Stolonen, welche zur Ausbildung der Knospen in Beziehung stehen, zur Anlage kommen. Von diesen liegt der eine (Fig. 767 *r*, Fig. 832 *A*, *rs*) an der Ventralseite hinter dem fünften Muskelreifen dem Hinterende des Pericardialsäckchens dicht angelagert; wir werden ihn als Ventralstolo bezeichnen (sog. rosettenförmiges Organ). Der zweite oder Dorsalstolo (Fig. 767 *d*, 832 *ds*) entspringt von der Rückenfläche in dem siebenten Zwischenmuskelraume und stellt einen knieförmig gebogenen, nach hinten spitz zulaufenden Fortsatz dar, in dessen Basis sich eine offene Schleife des siebenten Muskelreifens hineinerstreckt (Fig. 830 *st'*). Ueber den Bau und die Entwicklung dieser Stolonen, sowie über ihre Bedeutung für die Ausbildung der weiter folgenden Generationen werden wir unten (pag. 1378 ff.) ausführlicher zu sprechen haben.

Nach vollendeter Ausbildung der jungen, tönnchenförmigen Ammenform vollzieht sich die allmähliche Rückbildung der provisorischen Larvenorgane. Während die Elemente der inneren Parthien einer all-

[1]) Die Angaben Grobben's über die Bildung des Herzens bei der Doliolumlarve sind von Uljanin missverstanden und irrthümlich wiedergegeben worden.

mählichen fettigen Degeneration unterliegen und dem Blutstrome der Amme beigemischt werden, wird die Ectodermhülle derselben immer mehr und mehr verkürzt, so dass die Ectodermblase und der Larvenschwanz bald nur mehr in der Form eines hügelförmigen Auswuchses am Körper der Amme zu erkennen sind. Derselbe erinnert auffallend an ein aus Reservenahrungsstoffen bestehendes, embryonales Organ der Salpen, den sog. Eläoblast, so dass die Zurückführung des letzteren auf den umgewandelten Schwanz der Ascidienlarven, welche Salensky versucht hat, hierdurch einigermaassen wahrscheinlich wird (vgl. unten pag. 1347).

Es muss erwähnt werden, dass die erste Ammengeneration von Doliolum in späterer Zeit, wie Fol zuerst hervorgehoben hat, einer merkwürdigen Metamorphose unterliegt, indem die Kieme, der Endostyl und der gesammte Darmkanal vollkommen rückgebildet werden, während

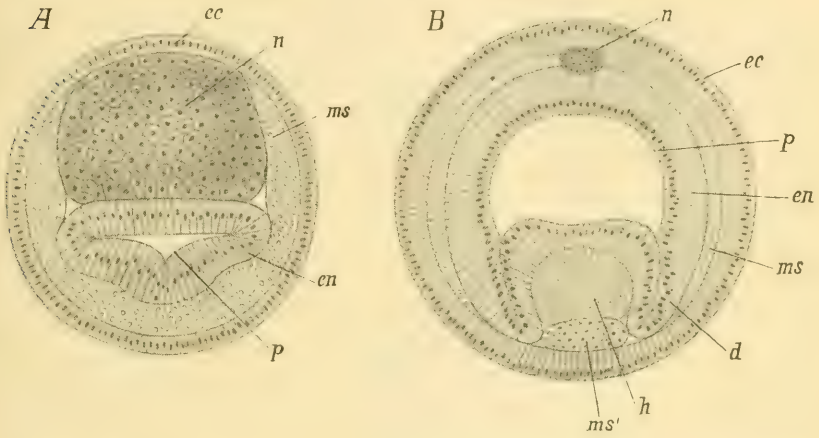


Fig. 769. Querschnitte durch zwei Entwicklungsstadien von Doliolum (nach Uljanin).

A Querschnitt durch den vorderen Körperabschnitt eines etwas älteren Stadiums als Fig. 766 *A*.

B Querschnitt durch ein älteres Stadium.

d paarige Divertikel der Pharynxhöhle, welche an der Bildung des Ventralstolo participiren, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *h* Herz- und Pericardiumanlage, *ms* Mesoderm, *ms'* Mesoderm des Ventralstolo, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Pharynxraum.

die Muskelreifen sich ansehnlich vergrössern und dementsprechend auch das Nervensystem sich mächtiger entwickelt. Die Amme dient dann ausschliesslich, einer Schwimmglocke des Siphonophorenstockes vergleichbar, der locomotorischen Function, während die Ernährung und Respiration des gesammten Stockes von den Lateralsprossen besorgt wird (Fol).

4. Pyrosomen.

Die Entwicklung der Pyrosomen aus dem Ei schliesst sich in mancher Hinsicht an die der Salpen an. Wie dort, so verläuft auch hier die Embryonalentwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers und ist dementsprechend eine directe oder abgekürzte. Ja die Entwicklung

wird sogar, wie auch anfangs bei den Salpen, innerhalb des Eifollikels durchlaufen. Was die Pyrosomen besonders auszeichnet ist: 1. die grosse Menge des dem Ei beigegebenen Nahrungsdotters, welche zur Ausbildung einer discoidalen Furchung und zur Entwicklung einer Keimscheibe Anlass gibt, und 2. die frühzeitige ungeschlechtliche Vermehrung des Embryos. Das aus dem Embryo sich entwickelnde Primärindividuum des Pyrosomenstockes, welches man mit Huxley als Cyathozooid bezeichnet, schnürt bereits in frühen Embryonalstadien durch eine Art Quertheilung vier weitere Individuen, die vier ersten Ascidiozooide der Colonie, ab (Fig. 780 und ff.).

Wir verdanken unsere Kenntniss der Embryonalentwicklung der Pyrosomen hauptsächlich den Mittheilungen Huxley's (No. 72), Kowalevsky's (No. 71) und Salensky's (No. 74).

Furchung und Keimblätterbildung.

Die Genitalanlage der durch Knospung entstandenen Ascidiozooide bringt (wie bei den Salpen) in jedem Individuum ein einziges Ei zur Reife. Das übrige Zellmaterial des sog. Genitalstrangs ordnet sich theils um das Ei zur Bildung eines Eifollikels, theils wird es zur Anlage des

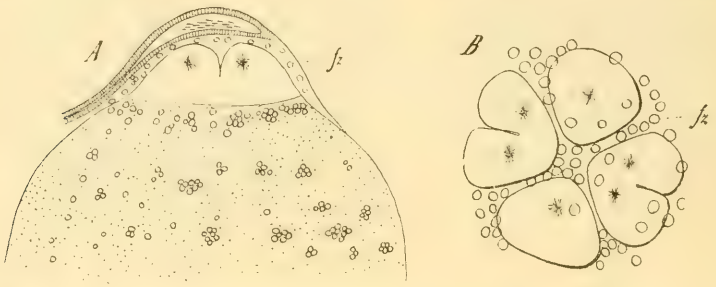


Fig. 770. *A* Seitenansicht des Eies von Pyrosoma im Stadium der Zweitheilung.

B Ansicht des Pyrosomakeimes im sechszelligen Stadium, von oben (nach Kowalevsky).

fz innere Follikelzellen.

Hodens und des als Auswuchs des Follikels sich darstellenden Oviductes aufgebraucht. Das Ei wächst durch Aufnahme von Nahrungsdottersubstanzen ausserordentlich an, so dass schliesslich der Bildungsdotter mit dem darin gelegenen Keimbläschen nur einen der umfangreichen Dotterkugel aufgelagerten Keimhügel (Fig. 770 *A*) darstellt. Nachdem der Oviduct seine Verbindung mit der Cloakenhöhle erreicht, dringen Spermatozoen in denselben ein und verweilen daselbst bis zur Zeit, in welcher das Ei zur Befruchtung reif geworden ist, während der Oviduct einer theilweisen Rückbildung unterliegt. Gleichzeitig vollzieht sich eine reichliche Einwanderung von Follikelzellen in den zwischen der Eioberfläche und dem Follikelepithel sich ausdehnenden Raum (Fig. 770 *A*, *fz*). Diese Zellen, welche Kowalevsky als innere Follikelzellen, und Salensky als Kalymmocyten bezeichnet hat und deren Abstammung aus dem Follikelepithel keinem Zweifel unterliegen kann, sind den Testazellen der Ascidien und den inneren Follikelzellen der Salpen (Gonoblasten Salensky's) durchaus homolog. Sie sollen auch hier nach Salensky, wie bei den

Salpen, eine gewisse Rolle bei dem Aufbau des Embryos spielen. Doch scheinen uns die diesbezüglichen Angaben noch einigermaassen zweifelhaft.

Ausserdem spaltet sich von der dem Oviduct zunächst gelegenen Parthie der Innenfläche des Follikels eine Epithellamelle (Fig. 771 *ds*) ab, welche die Keimscheibe wie ein Häubchen bedeckt und eine secundäre Keimhülle darstellt, die sich an der weiteren Entwicklung des Embryos nicht betheiligt. Salensky hat dieselbe als Deckschicht bezeichnet.

Die Furchung, welche uns zuerst durch Kowalevsky bekannt geworden ist, ist eine discoidale und erinnert an die der Teleostier. Die ersten Stadien scheinen ziemlich regelmässig zu verlaufen, indem durch successives Auftreten von Meridionalfurchen eine Zertheilung des Keimes in 2, 4 und 8 Blastomeren erfolgt (Fig. 770). Es scheint auf gelegentliche Unregelmässigkeiten zurückzuführen zu sein, wenn Salensky ein Stadium von 3, Kowalevsky ein solches von 6 Blastomeren (Fig. 770 *B*) beobachtete. Im Uebrigen sind wir über das Genauere des Furchungsablaufes noch durchaus nicht orientiert. Das Resultat der Furchung ist ein sog. Morulastadium (Fig. 771 *B*), in welchem der Keimhügel aus anscheinend unregelmässig geordneten, bereits in mehreren Schichten vorhandenen Blastomeren zusammengesetzt ist.

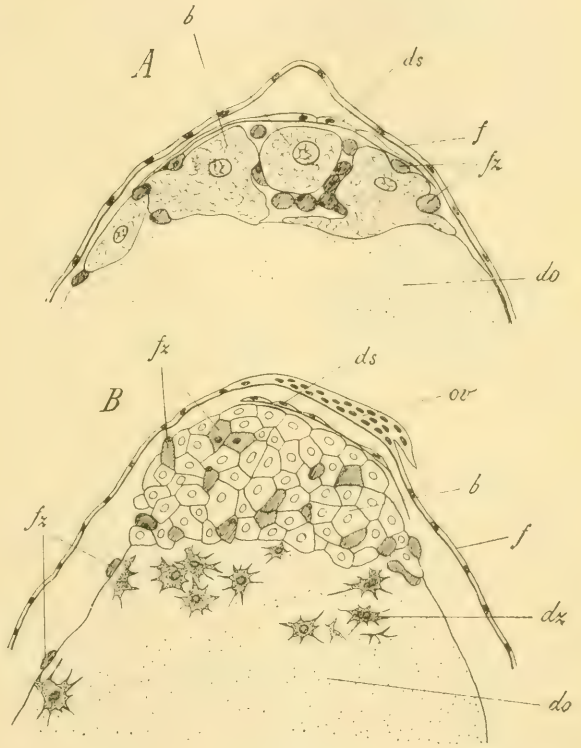


Fig. 771. Zwei Keimscheiben von Pyrosoma im Durchschnitt (schematisch nach Salensky).

A im Stadium der Achttheilung.

B älteres Stadium.

b Blastomeren, *do* Nahrungsdotter, *ds* Deckschicht, *dz* Dotterzellen, *f* Eifollikel, *fz* eingewanderte Follikelzellen, *ov* Oviduct.

Die in grosser Zahl vorhandenen inneren Follikelzellen (Kalymmocyten) wandern vermittelst amöboider Bewegungen in die zwischen den Blastomeren befindlichen Spalten (Fig. 771 *A*, *fz*), ja sie haben sogar die Fähigkeit, in die Zellsubstanz der letzteren selbst einzudringen. Dies scheint jedoch nur in den ersten Furchungsstadien vorzukommen und ohne weitere Bedeutung zu sein, da die Follikelzellen, wie es scheint, nicht innerhalb der Blasto-

meren verbleiben. Dagegen finden sich bei weiter fortschreitender Furchung zahlreiche innere Follikelzellen zwischen den Blastomeren zerstreut (Fig. 771 *B*, *fz*), und da die Grössenunterschiede beider Zellsorten mit der fortschreitenden Theilung der Blastomeren verschwinden und andererseits die ursprünglichen histologischen Charaktere der Follikelzellen bald nicht mehr zu erkennen sind, so ist es schliesslich nicht mehr möglich, die Follikelzellen von den eigentlichen Keimzellen oder Blastomeren zu unterscheiden. Aus diesem Grunde und da SALENSKY nicht im Stande war, Follikelzellen aufzufinden, welche Zeichen eines beginnenden Zerfalles hätten erkennen lassen, ist er der Ansicht, dass sich die inneren Follikelzellen mit an dem Aufbaue des Embryos betheiligen, wie er denn auch für die Salpen einer ähnlichen Anschauung huldigt (vgl. unten pag. 1338). Wir möchten es für wahrscheinlicher halten, dass der Embryo hier wie bei den Salpen, ein alleiniges Product der Blastomeren darstellt, und dass die zwischen die Blastomeren gerathenen Follikelzellen doch einem schliesslichen Zerfalle unterliegen.

Wir haben noch Zellen zu erwähnen, welche in den späteren Furchungsstadien sich im Dotter und zwar nahe jener Stelle, an welcher die Keimscheibe dem Dotter aufliegt, oft in reichlicher Menge vorfinden, und welche wir als Dotterzellen (Fig. 771 *dz*) bezeichnen wollen. SALENSKY, welcher diese Zellen auf in den Dotter eingewanderte Follikelzellen zurückführt, bezeichnet sie als Dotterkalymmocyten. Da jedoch, wie wir weiter unten (pag. 1316) sehen werden, diese Dotterzellen an dem Aufbaue des Darmdrüsenblattes Theil nehmen, so sind wir geneigt, sie als in den Dotter eingewanderte Blastomeren, welche dem Entodermantheil der Keimzellenmasse angehören, aufzufassen. Es wiederholen sich hier die gleichen Verhältnisse, wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere, bei denen auch den (als Entoderm aufzufassenden) Dotterzellen eine ähnliche Theilnahme an der Bildung des Darmdrüsenblattes zugeschrieben wird.

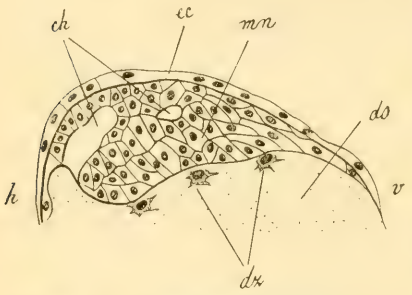


Fig. 772. Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pyrosoma (nach SALENSKY).
ch Chordahöhle, *do* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *mn* Mesoentoderm, *h* hinten, *v* vorn.

Hinsichtlich der Keimblätterbildung der Pyrosomen sind wir ausschliesslich auf die Mittheilungen SALENSKY's angewiesen. Der Embryo stellt nach Beendigung der Furchung einen dem Dotter aufliegenden Hügel dar, welcher aus ganz gleichgestalteten, polygonalen, unregelmässig vertheilten Zellen zusammengesetzt ist. An diesem Hügel macht sich bald die bilaterale Symmetrie dadurch kenntlich, dass die grösste Masse der Zellen sich in der hinteren Hälfte der Keimscheibe ansammelt, so dass der Keimhügel nach hinten steiler abfällt, als nach vorne (Fig. 772). Die Sonderung der Keimblätter soll in diesem Hügel nach SALENSKY durch Delamination zu Stande kommen, indem zunächst die oberflächlichste Zellschicht (*ec*) sich zu einem Epithel (Ectoderm) anordnet, dann in der übrig bleibenden Masse (Entomesoderm) sich eine ähnliche Umwandlung in der untersten, dem Dotter anliegenden Zellschichte geltend macht, welche sich hierdurch als Darmdrüsenblatt (Entoderm) sondert.

Zwischen Ectoderm und Entoderm breitet sich das Mesoderm aus, welches in der hinteren Hälfte der Keimscheibe mächtig entwickelt ist, während es im vorderen Abschnitte derselben fehlt oder nur durch einzelne Zellen vertreten erscheint (vgl. Fig. 773 *A* und *B*).

Mit Rücksicht auf die Processe der Keimblätterbildung an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere ist vielleicht die Vermuthung gestattet, dass auch bei den Pyrosomen die Sonderung der Keimblätter nicht einer eigentlichen Delamination, sondern einer Einstülpung oder Einfaltung des hinteren Keimscheibenrandes, wie z. B. bei den Selachiern zuzuschreiben ist.

Gleichzeitig mit der Sonderung der Keimblätter treten nach Salensky im Innern des Mesoderms drei Systeme von Hohlräumen auf, welche mit gewissen an der unteren (entodermalen) Fläche der Keimscheibe entstehenden Einstülpungen in Verbindung stehen. Eine dieser Einstülpungen ist ziemlich umfangreich und befindet sich nahe dem hinteren Rande der Keimscheibe (Fig. 772 *ch*). Sie steht mit einem in der Medianlinie der Keimscheibe nach vorne ziehenden Hohlraumsystem in Verbindung. Die beiden anderen (paarigen) Einstülpungen (Fig. 773 *A*, *c*) sind seitlich und etwas vor der ersterwähnten gelagert und communiciren wahrscheinlich mit den lateralen Hohlraumsystemen. Diese werden von Salensky als die Anlagen der Cölomsäcke gedeutet, während das axiale Hohlraumsystem als Aequivalent der Chorda betrachtet wird. Was den eigentlichen Bau dieser Systeme anbetrifft, so blieb Salensky darüber im Unklaren, ob es sich hier um in Reihen angeordnete, aber von einander getrennte Lückenräume oder um continuirliche, etwas geschlängelte, längs verlaufende Kanäle handle.

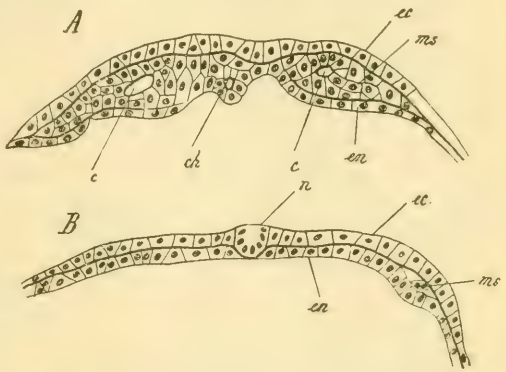


Fig. 773. Zwei Querschnitte durch eine junge Keimscheibe von Pyrosoma (nach Salensky).

A Querschnitt durch die hintere, *B* durch die vordere Region.

c Cölom, *ch* Chordahöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Nervensystem.

Entwicklung des Cyathozooids.

Die nächsten an der Keimscheibe bemerkbaren Veränderungen bestehen in dem Auftreten der Anlage des Nervensystems des Cyathozooids und in der Entwicklung der Peribranchialröhren. Das Nervensystem entsteht in der Form einer im vorderen Theile der Keimscheibe gelegenen Ectodermverdickung (Fig. 774 *n*), welche später sich rinnenförmig einkrümmt und auf diese Weise die blasenförmige Anlage des Ganglions zur Ausbildung bringt. Jener vordere Theil der Keimscheibe erweist sich auf Querschnitten (Fig. 773 *B*) zweischichtig, indem das Mesoderm in der Keimscheibe nicht so weit nach vorne reicht. Die beiden Peribranchialröhren treten als taschenförmige (Fig. 774 *A*, *p*), von vorne nach hinten gerichtete Ectodermeinstülpungen auf, welche bald in die Länge wachsen (Fig. 774 *B*) und an ihrem vordersten Ende die ursprüngliche

Einstülpungsöffnung (*o*) erkennen lassen. Jene vordersten Enden mit ihren Oeffnungen sollten sich nach Kowalevsky vor der Nervensystemanlage (*n*) mit einander vereinigen und auf diese Weise die Cloaken-

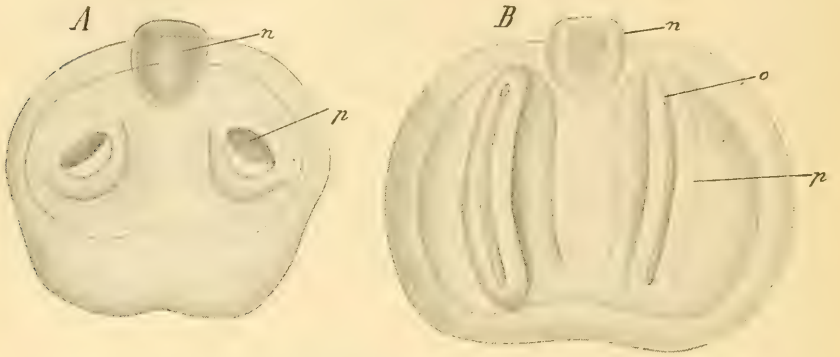


Fig. 774. Zwei Keimscheiben von Pyrosoma (nach Kowalevsky).
n Anlage des Nervensystems, *o* Mündung der Peribranchialröhren, *p* Peribranchialröhren.

öffnung (Fig. 776 *cl*) des Cyathozooids entstehen lassen. Nach Salensky dagegen ist die letztere das Product einer selbstständigen unpaaren Ectodermeinstülpung, an welche sich die Peribranchialröhren mit ihren vordersten Enden anlegen. Die Mündung der Peribranchialröhren soll sich nach Salensky schon vor der Entstehung der Cloake verschliessen.

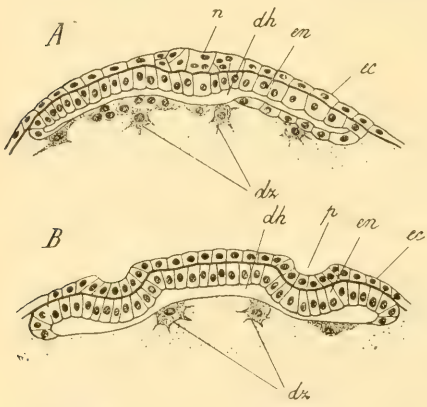


Fig. 775. Zwei Querschnitte durch die Keimscheibe von Pyrosoma im Stadium der Fig. 774 *A* (nach Salensky).
A Querschnitt durch den vorderen Theil mit der Anlage des Nervensystems.
B Querschnitt durch die mittlere Parthie mit den Peribranchialsäcken.
dh Darmhöhle, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Einstülpungen der Peribranchialröhren.

Die Keimscheibe hat sich inzwischen von ihrer Unterlage (der Oberfläche des Nahrungsdotters) in der Mitte etwas abgehoben (Fig. 775). Der so entstandene Hohlraum ist die Darmhöhle, welche ursprünglich nur an ihrer oberen Fläche von Entoderm (*en*) bedeckt erscheint. Erst in späteren Stadien umwächst das Entoderm die Darmhöhle völlig, indem seine seitlichen Ränder sich nach unten umschlagen und gegen einander wachsen (Kowalevsky). Nach Salensky sollen sich an diesem ventralen Verschluss der Darmanlage auch die Dotterzellen (Fig. 775 *dz*) betheiligen, indem sie an die Oberfläche des Nahrungsdotters treten und sich zu Epithelzellen des Entoderms umwandeln (vgl. oben pag. 1314). Während auf diese Weise die Darmanlage zu einem allseitig geschlossenen Rohre (Fig. 777)

umgebildet wird, macht sich in der hinteren Hälfte ihrer oberen Wand eine mediane Einfaltung, die Anlage des Endostyls (*es*) bemerkbar.

Von Wichtigkeit sind die Umwandlungen, denen die paarigen Cölomsäcke, deren Lumina in dem hinteren Abschnitte in Communication getreten waren, im Verlaufe der weiteren Entwicklung der Keimscheibe unterliegen. Von diesen beiden Cölomsäcken erhält sich blos der rechte (Fig. 778 *rc*), während der linke [1]) einem Auflösungsprocess (Fig. 778 *A—C*) anheimfällt, indem sein Lumen sich verkleinert und die Zellen seiner Wand den epithelialen Zusammenhang verlieren, so dass schliesslich eine Masse unregelmässig geordneter Zellen resultirt, welche an der Bildung des in der primären Leibeshöhle sich ausbildenden Mesenchyms participiren. Einer ähnlichen Auflösung fällt auch der mediane, als Aequivalent der Chorda gedeutete Strang anheim, welcher von Salensky nach Untergang des in demselben erkennbaren Lumens als axialer Mesodermstrang bezeichnet wird, jedoch bald seine Selbstständigkeit verliert. Aus dem rechten Cölomsacke dagegen geht die Pericardialanlage (Fig. 778 *C*, 776, 777 *pc*) der Keimscheibe hervor. Derselbe wird bald keulenförmig, indem eine erweiterte, vordere, sackförmige Parthie sich zu dem Pericardialsäckchen des Cyathozooids umgestaltet, während das von demselben nach hinten ziehende Rohr sich nicht weiter entwickelt, sondern

Fig. 776. Keimscheibe von Pyrosoma mit ausgebildeter Cloake (nach Kowalevsky).
cl Cloake, *en* Endostylfalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *pc'* dessen hintere röhrenförmige Fortsetzung.

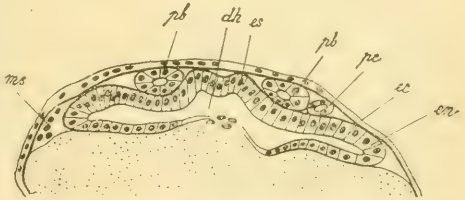


Fig. 777. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer Keimscheibe vom Stadium der Fig. 776 (nach Salensky).
dh Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *es* Endostylanlage, *ms* Mesoderm, *pb* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialrohr.

[1]) Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ beziehen sich auf die definitive Anordnung der Organe im ausgebildeten Cyathozooide, bei welchem die Cloakenöffnung das hintere Körperende bezeichnet. Da wir die Keimscheibe so orientiren, dass die Cloakenöffnung dem vorderen Keimscheibenrande entspricht, so erscheint die Lagebeziehung der rechts und links gelegenen Organe umgekehrt. Diese Orientirung der Keimscheibe ist jedoch ganz willkürlich gewählt (vgl. unten pag. 1325). Wir haben dieselbe nach dem Vorgange der Autoren beibehalten, weil die entgegengesetzte Orientirung auch zu gewissen Schwierigkeiten der Darstellung (besonders für die Entwicklung der Ascidiozooide) führen würde.

bald sein Lumen verliert, worauf der Zusammenhang der Zellen gelockert wird. Es scheint, dass diese Elemente sich dann dem Mesenchym beimischen und zur Bildung des Mesoderms der Ascidiozooide beitragen. An dem Pericardialsack des Cyathozooids erkennt man bald, dass die der Darmwand anliegende Fläche sich verdickt, worauf sich dieser

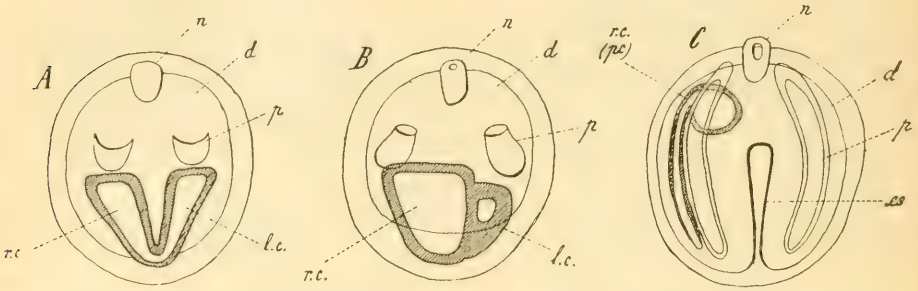


Fig. 778. Drei Keimscheiben von Pyrosoma, schematisch (nach Salensky). *d* Darmhöhle, *es* Endostyl, *l.c.* linker Cölomsack, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsack = *r.c.* rechter Cölomsack.

Theil der Wand des Pericardialsackes in das Innere desselben einstülpt. Diese Einstülpung stellt die Anlage des eigentlichen Herzens dar.

Die Keimscheibe erscheint von einer halbkreisförmigen, auf der Oberfläche des Dotters gelegenen Zellenzone (Fig. 779 *z*) umgeben, welche nach Kowalevsky aus eingewanderten sog. inneren Follikelzellen (Kalymmocyten) bestehen soll, während nach Salensky an der Bildung

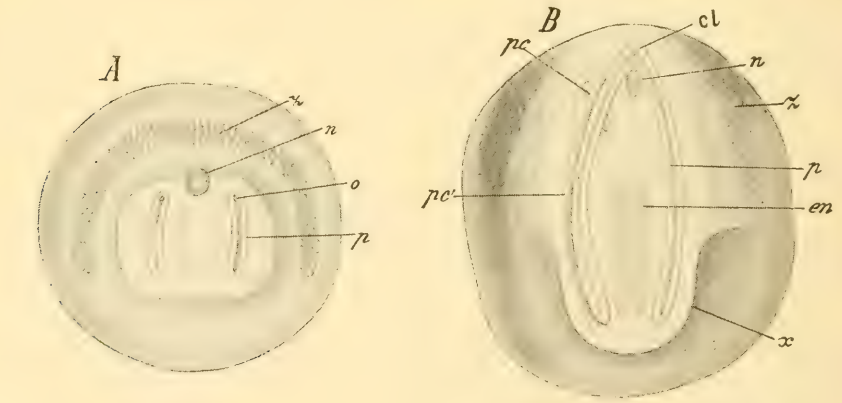


Fig. 779. Zwei Embryonen von Pyrosoma (nach Kowalevsky). *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *en* Endostylfalten, *n* Nervensystem, *o* Mündung der Peribranchialröhren, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *pc'* hintere röhrenförmige Fortsetzung des Pericardialsäckchens, *x* hinterer, von der Eioberfläche abgehobener Theil der Keimscheibe (Anlage des Stolos), *z* Zellenzone.

dieser Zone auch Elemente des Mesoderms (dem aufgelösten, linken Cölomsacke entprechend) in starkem Maasse betheiligt sind. Wenn in späteren Stadien die Dotteroberfläche von der sich immer mehr aus-

breitenden Keimscheibe überwachsen wird, gelangt auch diese Zellenzone unter das Ectoderm der Keimscheibe, also in die primäre Leibeshöhle des Cyathozooids (Fig. 780 *B*, *z*). Sie zerfällt dann bald in einzelne Zelleninseln (Fig. 781 *z*), welche noch lange auf der Oberfläche des Nahrungsdotters erkennbar sind. Während Kowalevsky glaubte, dass die Elemente dieser Zellenzone an dem Aufbaue des Embryos keinen weiteren Antheil nehmen und höchstens zu Blutkörperchen umgebildet werden, schreibt Salensky gerade dieser Zellenzone eine sehr wichtige Rolle bei der Entwicklung des Mesoderms der Ascidiozooide zu (vgl. hierüber unten pag. 1329).

Ausbildung der primären tetrazoiden Colonie.

Indem der Rand der Keimscheibe sich immer mehr und mehr ausbreitet, umwächst derselbe die Dotterkugel (Fig. 780 *B*, 781), welche ursprünglich blos von dem Follikelepithel bedeckt war. Der Nahrungs-

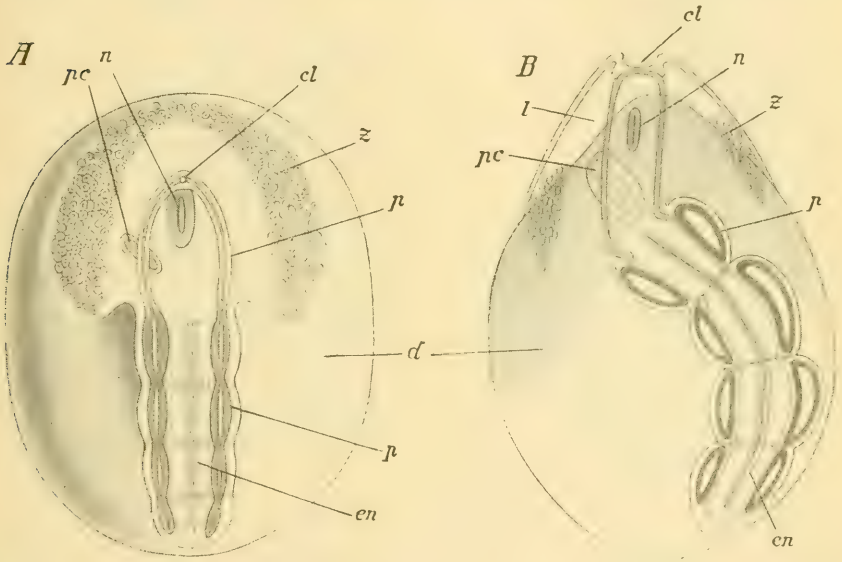


Fig. 780. Zwei Entwicklungsstadien des Pyrosoma-Embryos (nach Kowalevsky, etwas verändert).

A mit gerade gestrecktem Stolo.

B mit gekrümmtem Stolo. Das Cyathozooid beginnt sich von der Oberfläche des Nahrungsdotters *d* abzuheben.

cl Cloakenöffnung, *d* Nahrungsdotter, *en* Endostylanlage, *l* Leibeshöhle des Cyathozooids, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen des Cyathozooids, *z* Zellenzone.

dotter gelangt auf diese Weise in das Innere (die primäre Leibeshöhle) des Cyathozooids. An dieser Umwachsung nimmt jedoch der hintere Abschnitt (Fig. 779 *B*, *x*) der sich in die Länge streckenden Keimscheibe nicht Theil. Derselbe stülpt sich bald in der Form einer Aussackung nach aussen vor und wächst zu einem gestreckten, sackförmigen Anhange (Fig. 780) aus, welcher, indem er sich durch Querfurchen (einer Bandwurmstrobila vergleichbar) in vier Abschnitte theilt, die Anlagen der vier ersten Ascidiozooide darstellt. Diese Ascidiozooidenkette, welche man

auch als Stolo bezeichnet, und welche dem Ventralstolo von Doliolum und dem Salpenstolo offenbar homolog ist, liegt ursprünglich gestreckt, der Hauptaxe des Cyathozooids parallel (Fig. 780 *A*). Später jedoch krümmt sie sich (Fig. 780 *B*) bei fortschreitendem Längenwachsthum ein und lagert sich schliesslich äquatorial (Fig. 781, 782, 783), so dass die Ascidiozooide einen Ring bilden, welcher das sich allmählich verkleinernde Cyathozooid umgibt. Hierbei ändern aber auch die einzelnen Ascidiozooide ihre Lage. Während dieselben ursprünglich mit ihrer Längsaxe die Richtung des Gesammtstolos beibehielten (Fig. 781), haben sie in späteren Stadien die Tendenz, ihre Längsaxe der Hauptaxe des Cyathozooids parallel zu stellen (Fig. 783). Der Stolo gewinnt dann, als Ganzes betrachtet, einen zickzackförmigen Verlauf, indem die dünn ausgezogenen Verbindungsbrücken (Fig. 783 *s*, *s'*) zwischen je zwei auf

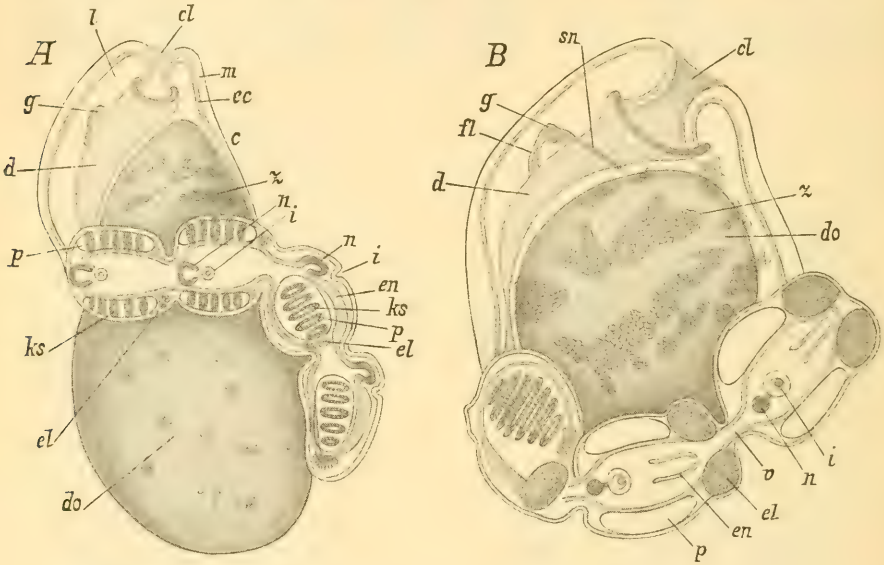


Fig. 781. Zwei Entwicklungsstadien der Colonie von Pyrosoma (nach Kowalevsky).

A Die Nahrungsdottermasse (*do*) ist zum Theil von dem Cyathozooid *c* umwachsen.

B Die Nahrungsdottermasse (*do*) ist vollständig in die Leibeshöhle des Cyathozooids aufgenommen.

c Cyathozooid, *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* Darmkanal des Cyathozooids, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Endostyl der Ascidiozooide, *fl* Flimmergrube, *g* Centralnervensystem des Cyathozooids, *i* Ingestionsöffnung der Ascidiozooide, *ks* Kiemenspalten, *l* Leibeshöhle des Cyathozooids, *m* Cellulosemantel, *n* Nervensystem der Ascidiozooide, *p* Peribranchialhöhle, *sn* Seitennerven; *v* entodermaler Verbindungskanal zwischen zwei benachbarten Ascidiozooiden, *z* Reste der Zellenzone.

einander folgenden Ascidiozooiden in der Art schräg gerichtet erscheinen, dass sie von dem hinteren Ende des vorhergehenden zu dem vorderen Ende des nachfolgenden Ascidiozooids aufsteigen.

Während die vier Ascidiozooide sich immer mehr vergrössern und den Bau der ausgebildeten Pyrosomenindividuen gewinnen (Fig. 781—783), wird das in der Mitte zwischen den Ascidiozooiden liegende Cyathozooid (*c* in Fig. 783) allmählich zurückgebildet. Jetzt erst (Fig. 783 *B*) wird die von einem mächtigen gemeinsamen Cellulosemantel umhüllte Colonie

geboren. Sie rückt aus dem Brutsacke in die Cloake und von hier nach aussen. Die jüngsten freien Pyrosomencolonien werden nur in beträchtlichen Meerestiefen vorgefunden (Chun). Erst ältere, grössere Pyrosomenstöcke trifft man an der Oberfläche.

Die Anlage der Ascidiozooidenkette besteht ursprünglich blos aus der directen Fortsetzung der Organanlagen des Cyathozooids (Fig. 779 *B*, 780). Das Ectoderm der Ascidiozooidenkette ist mit dem Ectoderm der Keimscheibe continuirlich zusammenhängend. Der Darm des Cyathozooids setzt sich in die Darmanlage der Ascidiozooide fort und ebenso entsteht die Endostylfalte der Ascidiozooide direct aus der Anlage der Endostylfalte der Keimscheibe (Fig. 779, 780 *en*). In gleicher Weise setzen sich zu beiden Seiten des Darms die Peribranchialröhren (*p*) und an der rechten Körperseite das Pericardialrohr (Fig. 779 *pc*) direct aus dem Cyathozooid in die Ascidiozooidenkette fort. Dagegen legt sich nach Salensky das Centralnervensystem der einzelnen Ascidiozooide selbstständig an. Es wird unsere weitere Aufgabe sein, die Entwicklung des Cyathozooids und der Ascidiozooide gesondert zu betrachten.

Weitere Ausbildung des Cyathozooids.

Das Cyathozooid weist einen ziemlich einfachen Bau auf. Ein Körperpol ist durch das Vorhandensein einer Ectodermeinstülpung, der Cloakeneinstülpung (Fig. 780 *B*, 781 *cl*) gekennzeichnet, welche das vorderste Ende der Keimscheibe (Fig. 776, *cl*) einnimmt und über deren Entstehung wir oben (pag. 1316) berichtet haben. Die Cloakeneinstülpung steht ursprünglich in Communication mit den Peribranchialröhren (Fig. 776, 779 *B*, 780 *A*, *p*). Sehr bald jedoch wird jener Theil der Peribranchialröhren, welcher im Cyathozooid gelegen ist, rückgebildet und verschwindet vollständig (Fig. 780 *B*). Dagegen gewinnt die Cloakeneinstülpung, an welcher man später einen engeren, dickwandigeren Vorraum und einen dünnwandigeren Theil, die eigentliche Cloakenhöhle, unterscheiden kann, eine Verbindung mit dem Darmkanal des Cyathozooids, indem die beide Höhlen von einander trennende Lamelle (vgl. Fig. 781) durchbrochen wird. Der Darmkanal (Fig. 781 *d*) des Cyathozooids stellt einen einfachen, dünnwandigen, nach hinten trichterförmig verenger-

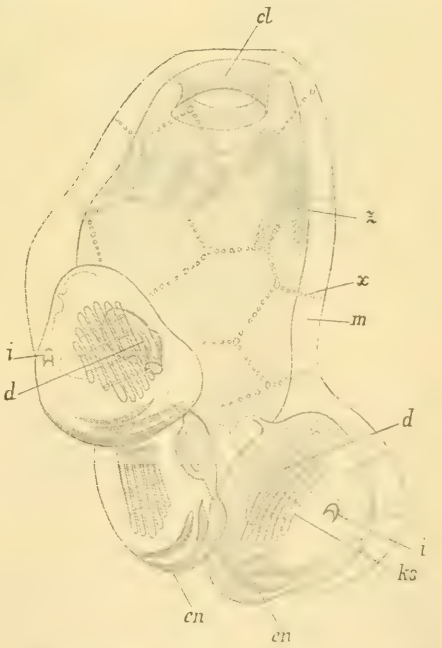


Fig. 782. Späteres Entwicklungsstadium der tetrazoiden Colonie von Pyrosoma (nach Salensky). Der Nahrungsdotter ist zum grössten Theile resorbirt. Die Ascidiozooide werden von dem Cellulosemantel des Cyathozooids umwachsen.

cl Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* Darmkanal, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Mantel, *x* Zellenlamellen des Cellulosemantels, *z* Reste der Zellenzone.

ten Sack dar, welcher entsprechend der gekrümmten Lage des Stolo in den späteren Stadien auch eine etwas gekrümmte Form annimmt. Sein hinteres, verschmälertes Ende geht in die Darmanlage der Ascidiozooide über. Von Endostylfalten ist an dem Darm des Cyathozooids nichts zu bemerken, da jener Theil des Darms, an welchem in der Keimscheibe Endostylfalten (Fig. 776 *en*) angelegt wurden, zur Bildung der Ascidiozooide (Fig. 780 *en*) verwendet wurde.

Die Anlage des Nervensystems des Cyathozooids, welche aus einer dicht hinter der Cloakenanlage nahe dem vorderen Keimscheibenrande gelegenen Ectodermeinstülpung (Fig. 776 *n*) hervorgegangen ist, stellt ursprünglich eine längliche, überall geschlossene Blase dar, welche bei der ebenerwähnten Abweichung des Darmkanals, die als Folge der Krümmung des Stolos auftritt, ebenfalls aus ihrer ursprünglichen Lage

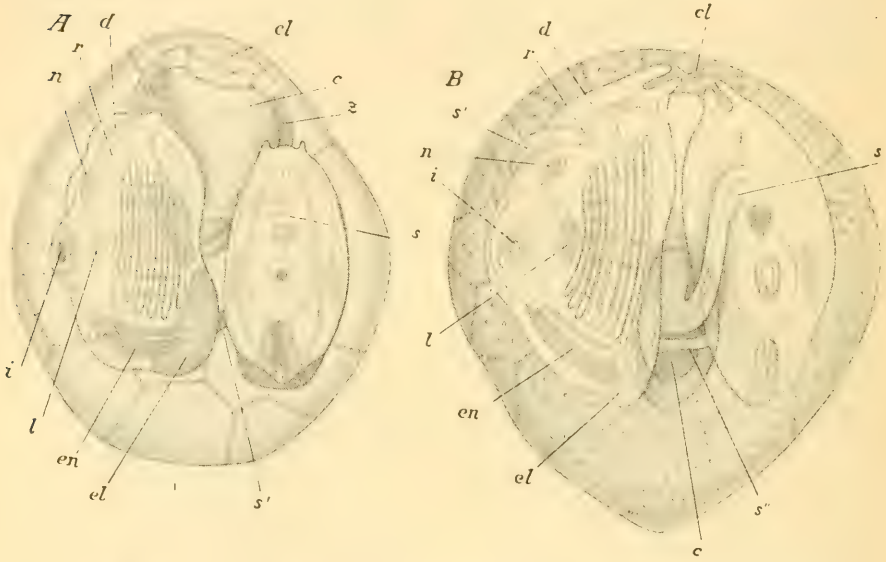


Fig. 783. Zwei spätere Entwicklungsstadien der tetrazoiden Colonie von Pyrosoma (nach Kowalevsky).

c Cyathozooid, *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* dorsaler sog. länglicher Zellenhaufen, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *l* linsenförmiger Zellenhaufen, *n* Centralnervensystem, *r* Rückenzapfen, *s* Verbindungsstrang zwischen dem Cyathozooid und dem ersten Ascidiozooid, *s'* und *s''* Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Ascidiozooiden, *z* Reste der Zellenzone.

verschoben wird. Das hintere Ende der Nervenblase tritt nun mit der Darmhöhle in offene Verbindung (Fig. 781 *B*, *g*, 784). Dies ist die Anlage der sog. Flimmergrube (*fl*). Der vordere Theil der Nervenblase trennt sich nun durch eine Furche von jenem Abschnitt, welcher zur Bildung der Flimmergrube aufgebraucht wurde, und wandelt sich, indem er anschwillt, in die Ganglienanlage (*g*) um. Dieser Theil entsendet zwei seitliche Fortsätze, die Anlage der sog. Seitennerven (*sn*), welche das Darmrohr (*d*) seitlich umgreifen und an der unteren Wand der Cloakeneinstülpung endigen. Im Inneren der Ganglienanlage des Cyathozooids kommt es niemals zur Ausbildung von Punktsubstanz.

Ueber die Entwicklung des Herzens (Fig. 780 *pc*) haben wir bereits oben gesprochen.

Das Ectoderm des Cyathozooids liefert den Cellulosemantel der jungen tetrazoiden Colonie. Die Abscheidung des Cellulosemantels beginnt bereits in jenen Stadien, in welchen die Dotterkugel noch nicht vollständig von dem Cyathozooid umwachsen ist (Fig. 781 *A*, *m*). Man kann dann an dem Vorhandensein des Cellulosemantels die Ausbreitung des Cyathozooids erkennen. Später wächst der Cellulosemantel mächtig an, und es werden in denselben durch Umwachsung die vier primären Ascidiozooide aufgenommen (Fig. 782, 783). Das Ectoderm der letzteren soll nach Salensky an der Bildung des Cellulosemantels der jungen Colonie sich nicht betheiligen. Derselbe soll ausschliesslich von dem Cyathozooid geliefert werden. Der Process, durch welchen die Abscheidung des Cellulosemantels sich vollzieht, stimmt ziemlich mit den neuerdings von Kowalevsky für Ascidien gemachten Angaben (vgl. oben pag. 1284) überein. Zunächst treten nach Salensky einzelne Mesodermzellen (Mesenchymzellen), indem sie durch das Ectoderm hindurchwandern, an die äussere Oberfläche der Ectodermschicht (Fig. 785 *ms*). Diese Mesodermzellen sind die später im Cellulosemantel befindlichen Zellen. Die nun erfolgende Abscheidung der Celluloseschicht geht von den Ectodermzellen (*ec*) aus. Dabei entsendet jede Ectodermzelle nach aussen einen senkrechten, plattenförmigen Fortsatz, so dass die abgeschiedene Celluloseschicht durch diese Fortsätze in einzelne Prismen zertheilt erscheint. Gleichzeitig ordnen sich die Mantelzellen (ausgewanderten Mesodermzellen) in einer für Pyrosoma charakteristischen Weise an. Sie ordnen sich in Reihen, welche sich derartig unter einander verbinden, dass dadurch das Bild einer sechseckigen Felderung (Fig. 782, 783 und 785 *ms'*) erzeugt wird. In späteren Stadien werden die Fortsätze der Ectodermzellen, welche die Cellulosesubstanz durchsetzen, wieder eingezogen. Die sechseckige Felderung, welche durch die Anordnung der Mesodermzellen erzeugt ist, ist jedoch noch lange erkennbar.

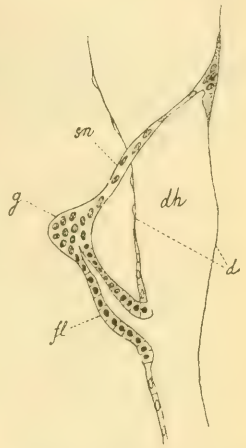


Fig. 784. Späteres Entwicklungsstadium des Centralnervensystems des Cyathozooids (nach Salensky), vgl. Fig. 781 *B*, *g*. *d* Darmwand, *dh* Darmhöhle, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *sn* Seitennerven.

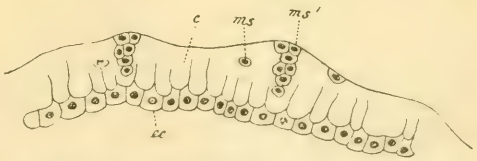


Fig. 785. Querschnitt durch den Cellulosemantel des Cyathozooids im Stadium der Fig. 782 (nach Salensky).

c Cellulosesubstanz, *ec* Ectoderm, *ms* Mesenchymzellen, *ms'* senkrechter Schnitt durch die Scheidewände aus Mesenchymzellen.

Nach Salensky soll das Ectoderm des Cyathozooids auch die Fähigkeit besitzen, Cellulosesubstanz an seiner Innenfläche zur Abscheidung zu bringen, so dass ein Theil der primären Leibeshöhle von einem Mesenchym erfüllt wird, dessen Grundsubstanz Cellulose sein soll. Durch

die Ausbildung dieser Zwischenschicht wird der Darmkanal von dem Ectoderm des Cyathozooids beträchtlich entfernt.

Der einfache Bau des Cyathozooids wird erklärlich, wenn wir bedenken, dass dasselbe die ausschliessliche Function hat, den Knospenstock der vier primären Ascidiozooide zur Entwicklung zu bringen. Sobald diese letzteren einen gewissen Grad ihrer Ausbildung erreicht haben, geht das Cyathozooid seiner allmählichen Rückbildung entgegen. Man kann es dann als einen im Centrum der jungen tetrazoiden Colonie gelegenen rundlichen Körper (Fig. 783 *c*) erkennen, welcher sich allmählich verkleinert. Seine Cloakenöffnung (*cl*) wird hierbei verschlossen, und schliesslich wird das Cyathozooid resorbirt und verschwindet spurlos. Kowalevsky war der Ansicht, dass die Cloakenhöhle des Cyathozooids als spätere gemeinsame Cloakenhöhle der Gesammtcolonie persistire. Dem widersprechen jedoch die eben angeführten Beobachtungen Salensky's. Man muss demnach annehmen, dass die gemeinsame Cloakenhöhle der Colonie eine später auftretende Einsenkung der äusseren Oberfläche des Cellulosemantels darstellt. Die letztere entbehrt daher eines besonderen, sie auskleidenden Epithels.

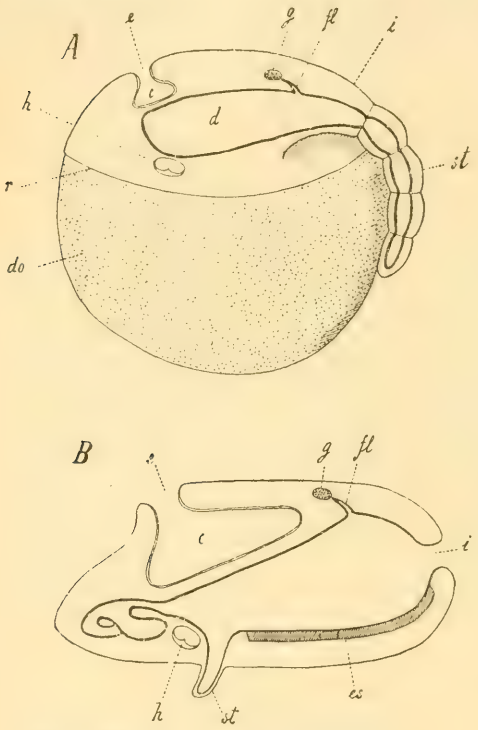


Fig. 786. *A* Schematische Darstellung eines Pyrosoma-Embryos im Stadium der Fig. 780 *A*.
B Schematischer Medianschnitt durch eine Salpe (Solitärform).
c Cloake, *d* Darmkanal des Cyathozooids, *do* Nahrungsdotter, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Herz, *i* (in *B*) Ingestionsöffnung, in *A* die Stelle, an welcher dieselbe zu vermuthen wäre, *r* Umwachsungsrand der Keimscheibe, *st* Stolo prolifer.

Wir müssen noch in Kurzem andeuten, in welcher Weise man den Bau des Cyathozooids auf das Schema des Tunicatenkörpers überhaupt zurückzuführen hat (vgl. Fig. 786). Es wird hierbei zu erklären sein, warum wir in Uebereinstimmung mit Kowalevsky und Salensky jene eben erwähnte Ectodermeinstülpung des Cyathozooids als Cloakenhöhle (*c*) bezeichnen. Schon der Umstand, dass die Peribranchialröhren in diese Höhle einmünden, spricht für ihre Deutung als Cloake. Noch mehr wird dieselbe sicher gestellt, durch die relativen Lagebeziehungen des Nervensystems zu dieser Einstülpung. Würde dieselbe als Ingestionsöffnung zu deuten sein, so müsste die Flimmergrube (*fl*) des Centralnervensystems dieser Einstülpung zugewendet erscheinen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die Flimmergrube entspricht dem von der Cloakenhöhle abgewendeten Theile des Centralnervensystems (*g*). Ein Vergleich der schematischen Darstellung der Lage-

beziehungen der wichtigsten Organe im Körper einer solitären Salpe (Fig. 786 *B*) mit dem schematischen Bilde des Cyathozooids (Fig. 786 *A*) lässt erkennen, dass die Ingestionsöffnung an dem Cyathozooide fehlt. Die Stelle, an welcher wir sie erwarten müssten, ist durch *i* bezeichnet. Man sieht, dass die ganze Körperstrecke, welche der Ingestionsöffnung und dem Endostyl entspricht, im Cyathozooide sehr verkürzt ist. Der im Verhältniss sehr mächtig entwickelte Stolo erscheint demzufolge nach vorne verschoben. Eine Betrachtung dieser Verhältnisse lässt uns auch erkennen, dass die Cloakeneinstülpung, welche ganz am vorderen Rande der Keimscheibe auftrat, eigentlich dem hintersten Körperende des Cyathozooids entspricht. Es geht hieraus hervor, dass die Bezeichnungen „vorn" und „hinten" an der Keimscheibe ganz willkürlich gewählt sind, und mit der definitiven Orientirung des Cyathozooids nichts zu thun haben.

Entwicklung der vier primären Ascidiozooide.

Die Ascidiozooidenkette enthält von dem Moment ihres Entstehens an in ihrem Inneren drei längsverlaufende, einander parallele Rohre (Fig. 780), von denen das mittlere, umfangreichere, das Darmrohr, die Darmanlage der hinter einander folgenden Individuen, darstellt, während die beiden seitlichen Rohre als Peribranchialröhren (*p*) bezeichnet werden. Diese Rohre sind ursprünglich nichts Anderes, als directe Fortsetzungen der entsprechenden Organe des Cyathozooids (vgl. Fig. 779 *B*). Wenn sich später die einzelnen Ascidiozooide durch Einschnürungen schärfer von einander trennen, so werden auch diese Organanlagen in Abschnitte zerlegt, welche den einzelnen Individuen entsprechen. Die Peribranchialröhren werden hierbei an den Grenzen der einzelnen Individuen vollständig durchgeschnürt (Fig. 780 *B*), so dass dann jedes Ascidiozooid ein Paar seitlich gelegener, rings geschlossener Säcke, die Peribranchialhöhlen (*p*), enthält. Der in dem Cyathozooid verbleibende Rest der Peribranchialhöhlen wird sodann, wie wir bereits oben (pag. 1321) erwähnten, vollständig rückgebildet. Im Bereich der Darmanlage dagegen geht die Durchschnürung an den Grenzen der Individuen anfangs noch nicht so weit. Es bleibt in den Verbindungssträngen zwischen den einzelnen Ascidiozooiden ein Kanal erhalten, welcher die Communication zwischen den einzelnen hinter einander folgenden Individuen herstellt (Fig. 781 *B*, *v*). Dieser Kanal geht erst bei der vollständigen Trennung der Ascidiozooide von einander, wenn dieselben ihre definitive Ausbildung erlangt haben, zu Grunde. Ein Rest desselben spielt jedoch bei der späteren Ausbildung weiterer Knospen eine grosse Rolle, indem er sich in den sog. Endostylfortsatz oder Entodermfortsatz des Knospenstockes umwandelt (Seeliger, vgl. hierüber unten pag. 1391).

An der primären Darmanlage des Cyathozooids war schon, bevor dasselbe sich zur Erzeugung der Ascidiozooidenkette anschickte, die Anlage der Endostylrinne (Fig. 776, 779 *en*) zu erkennen. Jener Abschnitt des Darmkanals des Cyathozooids, welcher durch das Vorhandensein der Endostylanlage ausgezeichnet war, war es eben, welcher sich, indem er sich verlängerte, in die gemeinsame Darmanlage der vier primären Ascidiozooide umwandelte. Es folgt hieraus, dass die Endostylanlage ursprünglich durch alle vier Ascidiozooide continuirlich hinzieht (Fig. 780 *en*). Später erhält sich jedoch von derselben in jedem Ascidiozooide nur der hintere Abschnitt (Fig. 781 *en*, 787 *es*), welcher sich in den definitiven Endostyl des Ascidiozooids umwandelt. Die

Endostylanlage zeigt sich an Querschnitten ursprünglich in der Gestalt einer breiten, in das Innere des Darmlumens vorspringenden Einfaltung (Fig. 790 *A*), deren seitliche Theile eine Epithelverdickung aufweisen. Diese lateralen Epithelverdickungen sind an den Oberflächenbildern als dunklere Streifen zu erkennen. Später erscheint diese mittlere Einbuchtung abgeflacht; es haben sich jedoch zu beiden Seiten paarige, nach Innen vorspringende Endostylfalten (Fig. 790 *B, es*) erhoben. Es ist noch nicht ganz klar, wie aus diesen lateralen Endostylfalten in Gemeinschaft mit der mittleren Parthie die definitive Endostylbildung erzeugt wird.

Vor dem vordersten Ende der Endostylanlage findet man an den sich entwickelnden Ascidiozooiden eine grübchenförmige Ectodermeinsenkung (Fig. 781, 787 *i*), die Anlage der Ingestionsöffnung. Der Raum vor dieser ist von der Anlage des Centralnervensystems eingenommen (Fig. 781, 787 *n*).

Die Seitenwände der Darmanlage des Ascidiozooids berühren sich mit den Peribranchialsäcken (Fig. 781 *p*). Hier kommen die Kiemenspalten (*ks*) zum Durchbruch (vgl. Fig. 787), indem eine kleine Entodermausstülpung jederseits mit der Wand der Peribranchialsäcke verlöthet, und im Grunde dieser Ausstülpung die Durchbrechung stattfindet. Es

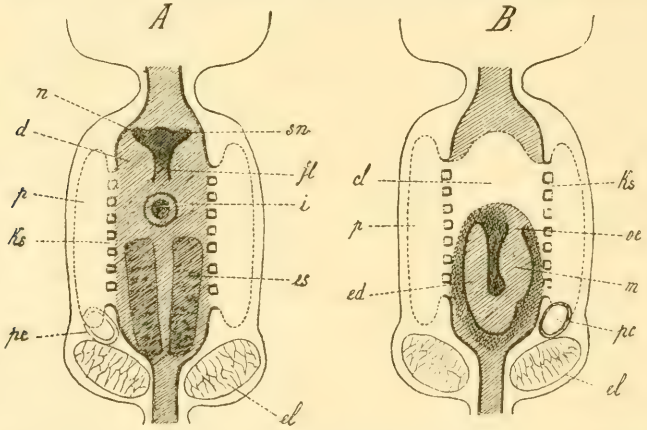


Fig. 787. Schematische Ansichten eines Ascidiozooids im Stadium der Fig. 781. (Im Anschlusse an Salensky.)

A Obere, *B* Untere Ansicht.

cl Cloake, *d* Pharyngealsack (Darmhöhle im weiteren Sinne), *ed* Enddarm, *el* Eläoblast, *es* Endostylanlage, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäcke, *pc* Pericardialsäckchen, *sn* Anlage der Seitennerven.

hat demnach an der Ausbildung der Kiemenspalten die Entodermlamelle mehr activen Antheil als die ectodermale Wand der Peribranchialsäcke. Jene im Querschnitte ungefähr viereckigen Substanzbrücken, welche zwischen je zwei aufeinander folgenden Kiemenspalten stehen bleiben, sind nicht bloss an ihrer inneren Fläche von Entoderm bekleidet, sondern auch ihre seitlichen, den Kiemenspalten zugewendeten Flächen gehören dem Entoderm an. Nur die Bekleidung ihrer Aussenseite entstammt der ectodermalen Wand der Peribranchialhöhlen. Die Kiemenspalten entstehen bei Pyrosoma nach Salensky in der Reihenfolge von vorne nach hinten, so dass die vorderste Kiemenspalte die zuerst gebildete ist. Nachdem die Kiemenspalten zum Durchbruche gelangt sind, wachsen sie sehr bald in die Länge. Sie sind ja bei Pyrosoma durch ihre lang-

gestreckte Gestalt ausgezeichnet. Erst später entwickeln sich durch Einfaltungen der Innenwand des Kiemenkorbes, die unter einander in Verbindung treten, jene auf die Richtung der Kiemenspalten senkrecht gestellten Kiemenbalken, durch deren Entwicklung das charakteristische Gitterwerk des Kiemenkorbes vollendet wird.

Die Kiemenspalten erscheinen, wie Seeliger hervorgehoben hat, stets senkrecht zum Endostyl gestellt (vgl. *ks* und *es* in Fig. 788). Da nun der Endostyl der Ascidiozooide, wie uns das Schema in Fig. 788 *A* zeigt, ursprünglich eine horizontale Lagerung einnimmt und sich erst später vertical aufrichtet (Fig. 788 *C*), so gehen dementsprechend die Kiemenspalten aus einer anfangs senkrechten Richtung allmählich in eine schräge und schliesslich in eine horizontale Lage über. Es führt uns dies zu einer Besprechung jener Gestaltveränderungen im Allgemeinen, welche die Entwicklung der Ascidiozooide charakterisiren. Die Längsaxe des ausgebildeten Ascidiozooids (Fig. 788 *C*) erscheint durch die Lage der Ingestionsöffnung (*i*) und der Cloakenöffnung (*e*) markirt. Diese beiden Oeffnungen werden aber im Ascidiozooidenembryo (Fig. 788 *A*) nicht an den Enden der embryonalen Längsaxe angelegt. Es geht hieraus hervor, dass durch Wachsthumsveränderungen im Laufe der Entwicklung an Stelle der embryonalen Längsaxe eine neue auftritt, welche ihrer Lage nach zur embryonalen Längsaxe senkrecht gestellt erscheint. Die Längsaxe des Ascidiozooidenembryos, deren beide Pole durch die Verbindungsbrücken der Ascidiozooide unter einander eingenommen sind, wird später zur Queraxe des ausgebildeten Ascidiozooids. Die obere Körperfläche des Ascidiozooidenembryos enthält demnach eine Hälfte der späteren Dorsalseite und die entsprechende der späteren Ventralseite. Die Grenze

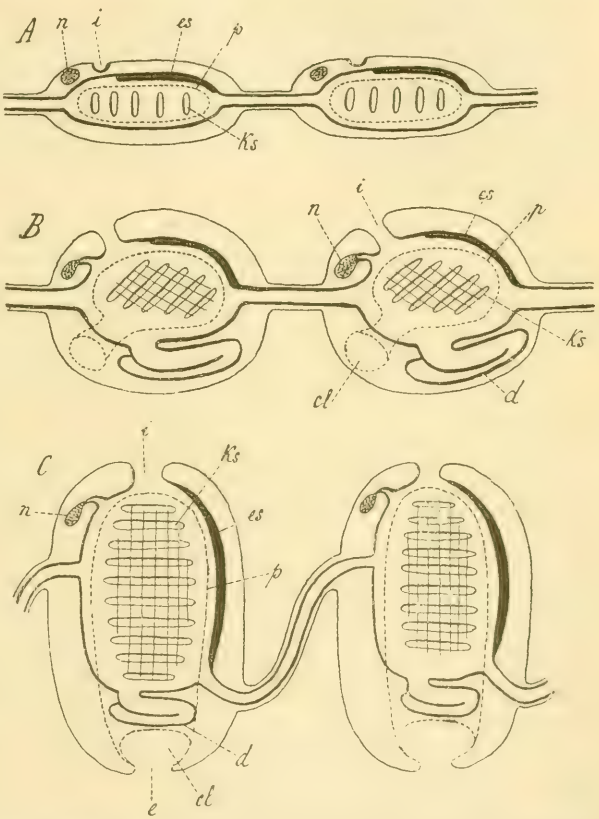


Fig. 788. Drei auf einander folgende Entwicklungsstadien zweier Ascidiozooide in schematischer Seitenansicht (im Anschlusse an Salensky).

cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialraum.

zwischen diesen beiden Hälften ist durch die Lage der Ingestionsöffnung (*i* in Fig. 788 *A*) gekennzeichnet. Wir müssen demnach mit Salensky für die Vergleichung des ausgebildeten Ascidiozooids mit dem Ascidiozooidenembryo an folgender Tabelle festhalten:

Embryo	Ausgebildetes Ascidiozooid
obere Körperfläche	Oberfläche der vorderen Körperhälfte
untere Körperfläche	Oberfläche der hinteren Körperhälfte
der vordere Theil des Embryos von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterseite	neurale Körperparthie
der hintere Theil des Embryos von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterseite	hämale (durch den Endostyl markirte) Körperparthie.

Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ bleiben dagegen im Embryo und im ausgebildeten Thiere für die gleichen Körperseiten in Verwendung.

Bei der Vermehrung und Vergrösserung der Kiemenspalten nehmen die Peribranchialsäcke, indem sich ihr Epithel abflacht, entsprechend an Grösse zu. Sie entsenden ein Divertikel an die untere Fläche des Embryos, welches, indem es mit dem entsprechenden Divertikel der anderen Seite verschmilzt, zur Erzeugung der unpaaren Cloakenhöhle führt (Fig. 787 *cl*).

Die Ingestionsöffnung (Fig. 787 *i*) geht aus einer an der oberen Fläche des Embryos zwischen dem Nervensystem und dem vorderen Ende des Endostyls gelegenen Ectodermeinsenkung hervor. Auf die nach Salensky ziemlich complicirten Entwicklungsvorgänge der Ingestionsöffnung und des an derselben befindlichen klappenartigen Verschlussapparates kann hier nicht näher eingegangen werden.

Während die Ingestionsöffnung schon ziemlich früh angelegt wird, kommt die Egestions- oder Cloakenöffnung erst ganz spät nach vollendeter Entwicklung der Ascidiozooide zur Ausbildung. Die gemeinsame Cloakenhöhle der Pyrosomencolonie, in welche die Cloakenöffnungen der Einzelindividuen einmünden, wurde von Kowalevsky auf die Cloakenhöhle des Cyathozooids zurückgeführt. Salensky dagegen hat beobachtet, dass bei der Rückbildung, welche das Cyathozooid erleidet, auch die Cloakenöffnung desselben zum Verschlusse kommt. Die Cloakenhöhle des Cyathozooids geht demnach mit demselben zu Grunde. Man muss daher annehmen, dass die gemeinsame Cloakenhöhle der Pyrosomencolonie eine später auftretende Neubildung ist, über deren Entwicklungsweise allerdings bisher noch keine Beobachtungen vorliegen (vgl. pag. 1324).

Aus der primären Darmanlage der Ascidiozooide geht zunächst direct nur der als Athemhöhle fungirende Pharyngealraum hervor. Die Anlage des Darmkanals im engeren Sinne findet sich an der unteren Fläche des Entodermrohres in der Form einer hufeisenförmigen Divertikelbildung (Fig. 778 *B*), von der man an Querschnitten die beiden Schenkel der hufeisenförmigen Anlage, welche hinten mit einander zusammenhängen, getroffen findet (Fig. 791 *oe* und *ed*). Der linke Schenkel (*ed*) dieser Anlage trennt sich frühzeitig von dem Entodermsacke ab. Dieses blind endigende Divertikel stellt die Anlage des Hinterdarms dar. Aus dem rechten Schenkel entwickelt sich der Magen und Oesophagus. Die Communication zwischen diesem Schenkel (*oe*) und der Pharyngealhöhle erhält sich als Eingangsöffnung des Oesophagus. Erst in späteren Stadien tritt das blinde Ende des Hinterdarmes in Ver-

bindung mit der Cloakenhöhle und entwickelt sich die sog. darmumspinnende Drüse.

Das centrale Nervensystem entsteht im vordersten Abschnitte der Ascidiozooide als eine Einstülpung des Ectoderms (*n* Fig. 789) der oberen Fläche, welche sich bald von dem Ectoderm abschnürt und dann eine längliche, blindgeschlossene Blase darstellt. Diese gewinnt in späteren Stadien eine dreieckige Gestalt (Fig. 787 *n*). Ihre vordere erweiterte Parthie wandelt sich in die Anlage des eigentlichen Ganglions um, welches seine Entstehung hauptsächlich einer Wucherung der oberen Wand der Nervenblase verdankt. Dieser Theil setzt sich in zwei laterale, hohle Zipfel fort (Fig. 787 *sn*), welche später länger auswachsen und die Seiten des Darmkanals umgreifen. Es sind die Anlagen der sog. Seitennerven, welche demnach hier in ähnlicher Weise entstehen, wie dies Seeliger für die später entstehenden Knospen der Pyrosomen angegeben hat. Der nach hinten, gegen die Ingestionsöffnung gerichtete, verschmälerte Theil der Nervenanlage verbindet sich mit dem Entoderm des Darmkanals und wird, indem daselbst ein Durchbruch der Neuralhöhle nach der Darmhöhle stattfindet, zur Anlage der sog. Flimmergrube (Fig. 787 *fl*). Später verschliesst sich nach Salensky

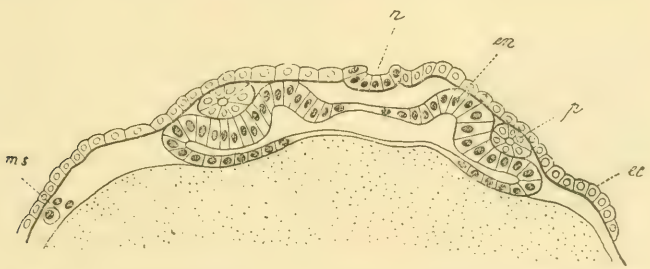


Fig. 789. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt eines Ascidiozooids von Pyrosoma mit der Anlage des Nervencentrums (nach Salensky).

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesodermzellen, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialröhren.

durch Zusammenrücken der Zellen bei der weiteren Entwicklung des Ganglions das Lumen des Neuralrohrs. Aber auch das Lumen der Flimmergrube soll verschwinden und die definitive Flimmergrube eine später entstehende Neubildung von der Darmwand aus darstellen. Das blinde Ende der Flimmergrube wandelt sich später in einen grossen Sack um, welcher unter dem Ganglion liegt und wahrscheinlich die Anlage der sog. Hypophysisdrüse (subganglionärer Körper) bildet.

Da die Ascidiozooidenkette als Ausstülpung aus dem Leibe des Cyathozooids hervorgegangen ist, so steht ihre primäre Leibeshöhle, welche sich zwischen dem Darmrohr und den Peribranchialhöhlen einerseits, und dem Ectoderm andererseits ausdehnt, in offener Communication mit der primären Leibeshöhle des Cyathozooids. Es ist demnach die Möglichkeit gegeben, dass Mesenchymelemente aus dem Cyathozooid in die Ascidiozooidenkette übertreten. Dies geschieht thatsächlich nach Salensky in reichlichem Maasse, indem Elemente der sog. Zellenzone in grosser Zahl in die Ascidiozooidenkette übertreten. Nach Salensky ist die Zellenzone, welche, wie wir oben (pag. 1318) erwähnt haben, zum Theil aus inneren Follikelzellen (Kalymmocyten), zum grösseren Theil jedoch aus Elementen des zerfallenen linken Cölomsackes hervorgegangen

sein soll, die Hauptquelle für das gesammte Mesoderm der Ascidiozooide. Wir müssen allerdings darauf hinweisen, dass das sog. Pericardialrohr, welches aus dem rechten Cölomsack hervorgegangen ist und als Fortsatz der Pericardialanlage des Cyathozooids sich nach hinten erstreckt, nach seiner Auflösung in einzelne Zellen wohl auch zur Bildung des Mesenchyms der Ascidiozooide beitragen dürfte. Das Gleiche dürfte mit dem sog. axialen Mesodermstrang, welcher aus der Umwandlung des als Chordarudiment gedeuteten Rohres hervorgegangen ist, der Fall sein. Das spätere Schicksal dieser Bildungen ist aus den Mittheilungen Salensky's nicht klar zu ersehen. Für Salensky ist jedenfalls der Ursprung des Mesoderms der Ascidiozooide in der Zellenzone zu suchen, welche wiederum hauptsächlich aus den Elementen des aufgelösten linken Cölomsackes hervorgegangen ist. Die Einwanderung des Mesoderms in den Keimstock (Ascidiozooidenkette) vollzieht sich zunächst in der Form einer Einwucherung gedrängter Zellmassen. Später, wenn die Zellenzone in einzelne Zelleninseln zerfallen ist, treten gelockerte Zellgruppen oder einzelne Elemente in die Leibeshöhle der Ascidiozooide über.

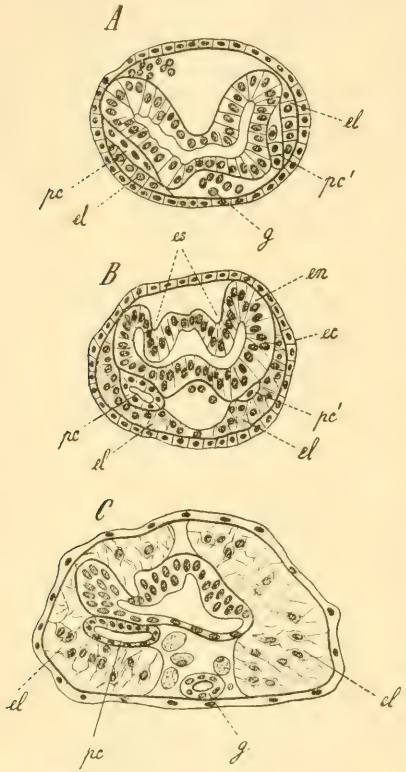


Fig. 790. Drei Querschnitte durch den distalen Abschnitt eines Ascidiozooids von Pyrosoma in auf einander folgenden Stadien der Entwicklung (nach Salensky).

ec Ectoderm, *el* Eläoblastanlage, *en* Entoderm, *es* paarige Endostylfalten, *g* Genitalstrang, *pc* rechter Pericardialstrang, resp. Pericardialsäckchen, *pc'* linker Pericardialstrang.

Die Mesodermelemente zerstreuen sich in der primären Leibeshöhle der Ascidiozooide. Zwei Gruppen derselben nehmen jedoch frühzeitig eine bestimmte Lagerung ein. Wir finden dieselben im hinteren Abschnitt des Ascidiozooids zu beiden Seiten des Körpers gelagert. Man erkennt frühzeitig an denselben eine Anordnung der Elemente in zwei Schichten, von denen die äussere (Fig. 790 *A el*) die Anlage des Eläoblasts, die innere die der sog. Pericardialstränge (nicht zu verwechseln mit dem obenerwähnten Pericardialrohr, welches schon in früheren Stadien verschwunden ist) darstellt (Fig. 790 *A pc* und *pc'*). Die Zellen der Eläoblastanlage werden bald grösser und bilden ein ziemlich hohes Cylinderepithel. Später nehmen sie eine unregelmässigere Lagerung an und wandeln sich, indem sich in ihnen Vacuolen entwickeln, in jene grossen, Pflanzenparenchymzellen ähnlichen Elemente um, welche für das Eläoblastgewebe charakteristisch sind (Fig. 790 *C*). Der Eläoblast ist hier zunächst paarig entwickelt und besteht aus zwei rundlichen Zellgruppen, welche im hinteren Theile des Ascidiozooidenkörpers gelegen sind und die Körperoberfläche etwas nach aussen vorwölben (Fig. 781, 787 *el*).

Aus der inneren Schicht der erwähnten paarigen, mesodermalen Anlage gehen zwei Zellstränge hervor, welche sich ungleich verhalten (Fig. 790 *pc*, *pc'*). Der rechterseits gelegene Zellstrang reicht etwas weiter nach vorne und wandelt sich mit seinem vorderen Ende in eine geschlossene Blase, das Pericardialsäckchen (Fig. 790 *B* und *C*, *pc*), um. Das Herz entwickelt sich, indem die dem Darmkanal anliegende Wand des Pericardialsäckchens sich verdickt und in das Innere des Säckchens einstülpt. Die Entwicklung des Herzens geht demnach hier auf dieselbe Weise vor sich, wie bei sämmtlichen übrigen Tunicaten.

Der rechte Pericardialstrang (Fig. 790 *pc*) wurde zur Bildung des Pericardialsäckchens nicht vollständig aufgebraucht. Es reicht von dem Pericardialsäckchen noch eine Fortsetzung dieses mesodermalen Zellstranges nach hinten. Diese und der entsprechende Zellstrang der linken Seite (der linksseitige sog. Pericardialstrang (Fig. 790 *pc'*) entwickeln sich nun zunächst nicht weiter. Sie treten aber später (nach Salensky), wenn das Ascidiozooid selbständig geworden ist und sich nunmehr zu weiterer Knospung anschickt, in den sich dann entwickelnden Stolo prolifer ein und bilden zu beiden Seiten des in den Stolo sich fortsetzenden Endostylfortsatzes (Entodermrohr) die Mesodermanlage des Stolo prolifer. Es sollen demnach nach Salensky aus den paarigen sog. Pericardialsträngen des Ascidiozooids rechts das Pericardialsäckchen des Ascidiozooids und im weiteren Verlaufe die beiden Mesodermstränge des Stolo prolifer hervorgehen (vgl. unten pag. 1391).

Durch die Ausbildung der Peribranchialsäcke und der erwähnten Mesodermbildungen in den Seitentheilen des Embryos wird die primäre Leibeshöhle in einen über dem Darmkanal und einen unter demselben gelegenen Längssinus getheilt (vgl. Fig. 790), welche von Salensky als supraintestinaler und subintestinaler Blutsinus bezeichnet werden. Im Bereiche des subintestinalen Sinus sammeln sich Mesenchymzellen (Fig. 790 *A*, *g*), welche zur Bildung des dem hinteren Abschnitte des Ascidiozooids zugehörigen Genitalstranges zusammentreten. In späteren Stadien gewinnt der Genitalstrang nach Salensky in seinem Inneren ein Lumen (Fig. 790 *C*, *g*), um welches sich die Zellen des Stranges epithelartig gruppiren, welches jedoch im Verlaufe der weiteren Entwicklung wieder verloren geht. Der Genitalstrang stellt nicht nur die Genitalanlage der betreffenden Ascidiozooide dar, sondern aus demselben geht noch weiter der Genitalstrang des Stolo prolifer dieser Ascidiozooide hervor. Auf diese Verhältnisse werden wir unten (pag. 1391) ausführlicher zu sprechen kommen. Die Entstehung der Geschlechtsorgane in den vier ersten Ascidiozooiden ist neuerdings von Seeliger (No. 76 a) genauer dargestellt worden. Da dieselbe in gleicher Weise abläuft, wie bei den später zur Entwicklung kommenden Ascidiozooiden, so können wir auf unsere unten (pag. 1398) gegebene Schilderung dieser Entwicklungsvorgänge verweisen. Zu erwähnen sei nur, dass in den vier ersten Ascidiozooiden das Ovarium eine Rückbildung erleidet. Es war schon Kowalevsky bekannt, dass die kleinen Pyrosomencolonien nur männliche Geschlechtsproducte zur Reife bringen, während man in den grossen Colonien Eier und Embryonen vorfindet.

Der supraintestinale Blutsinus umspült vorne die Anlage des Centralnervensystems (vgl. Fig. 787 *A*). Weiter hinten verläuft er in jener Rinne, welche durch die Einfaltung der Endostylanlage gegeben erscheint. Da sich nun zwischen dem Nervensystem und der Endostylanlage die

Einstülpung der Ingestionsöffnung etablirt, so würde durch die Ausbildung dieser Ectodermeinsenkung der erwähnte Blutstrom eine Unterbrechung erleiden, wenn nicht zu seiner Fortleitung eine merkwürdige Einrichtung getroffen würde, indem an der betreffenden Stelle die obere Darmwand sich einer Typhlosolis ähnlich nach innen einfaltet (Fig. 791, 792 *db*). Diese Einfaltung, in deren Innerem der Blutstrom nun verläuft, trennt sich eine Strecke weit von der dorsalen Darmwand vollständig ab und stellt dann ein von der Nervenanlage (Fig. 792 *n*) zum Anfang der Endostylrinne (*en*) frei durch den Darm verlaufendes Rohr dar. Man kann diese merkwürdige Bildung, welche von Salensky als pharyngealer Blutsinus, von Huxley als Diapharyngealband bezeichnet worden ist, am besten mit der Salpenkieme vergleichen, mit welcher es von Salensky sogar homologisirt wird, obschon die topographischen Verhältnisse deutlich erkennen lassen, dass wir es hier nur mit einer analogen, nicht aber mit einer homologen Bildung zu thun haben. Das Diapharyngealband ist nur eine provisorische Einrichtung. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung fällt es der Rückbildung anheim.

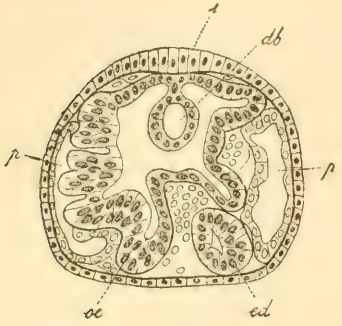


Fig. 791. Querschnitt durch ein Ascidiozooid von Pyrosoma (nach Salensky).

db Diapharyngealband, *ed* Enddarm, *i* Anlage der Ingestionsöffnung (Ectodermverdickung), *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialhöhlen.

Auf das Mesoderm sind zwei Bildungen dunkler Bedeutung zurückzuführen, welche von Keferstein und Ehlers als längliche und linsenförmige Zellenhaufen bezeichnet werden. Die linsenförmigen Zellenhaufen sind paarige, symmetrisch gestaltete Zellansammlungen, welche am Eingang des Kiemendarms zwischen der Wand der Peribranchialhöhle und dem Entoderm gelegen sind (Fig. 783 *l*, 840 *lm*). Ihr Ursprung wird von Salensky auf Kalymmocyten (innere Follikelzellen) zurückgeführt. Die länglichen Zellenhaufen, welche an der Neuralseite „neben den Kiemen im Blutsinus“ gelegen sind, bilden sich später aus einer unpaaren Ansammlung von Mesodermzellen, welche ursprünglich unter den sog. Rückenzapfen des Entoderms gelegen ist (Fig. 783 *d*, 840 *dm*).

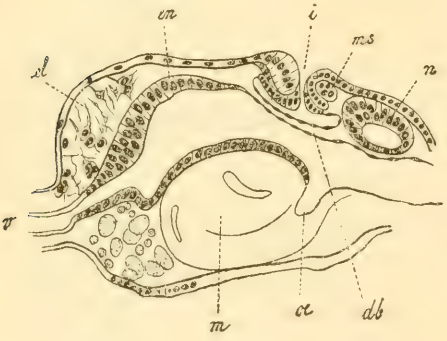


Fig. 792. Längsschnitt durch ein Ascidiozooid von Pyrosoma (nach Salensky).

db Diapharyngealband, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *ms* Schliessmuskel, *n* Anlage des Ganglions, *oe* Oesophagus, *v* Verbindungsstrang.

Die Körpermuskeln, welche bei den Pyrosomen nur sehr spärlich entwickelt sind, entstehen aus streifenförmig angeordneten Mesenchymzellen. Die Fibrillen contractiler Substanz sind rings an der Peripherie dieser Zellstreifen angeordnet. Es sind im Querschnitt dreieckig erscheinende Bänder, welche radiär gegen das Innere des Muskelbündels vorwachsen.

Zum Schlusse seien noch einige Bemerkungen über das weitere Anwachsen der jungen Pyrosomencolonie beigefügt. Wie aus Fig. 783 pag. 1322 hervorgeht, sind die vier primären Ascidiozooide der jungen Colonie zur Hauptaxe radiär gestellt, derart, dass ihre Ingestionsöffnungen an der äusseren Oberfläche äquatorial gelagert erscheinen. Das Centrum der Colonie ist anfangs von dem Cyathozooid, später jedoch von der gemeinsamen Cloakenhöhle eingenommen. Letztere öffnet sich entsprechend dem mit *cl* bezeichneten Pole (Fig. 783) nach aussen. Jedes Ascidiozooid wendet seine Dorsalfläche gegen die Cloakenöffnung; seine Ventralfläche dagegen erscheint nach dem entgegengesetzten Pole gerichtet. Da hier (an dem Ende des Endostyls) die ersten Knospen zur Abschnürung kommen, so würde man erwarten, dass die ältesten Ascidiozooide der Colonie der gemeinsamen Cloakenöffnung am nächsten liegen, während die jüngeren Ascidiozooide den hinteren, von der Cloakenöffnung abgewendeten Theil der Colonie einnehmen. Dies ist jedoch nach Seeliger nicht der Fall, sondern die jungen Knospen wandern nach ihrer Abschnürung von den mütterlichen Ascidiozooiden an die Dorsalseite der letzteren, so dass sie sich zwischen dieselbe und die gemeinsame Cloakenöffnung einschieben. Jedes Ascidiozooid entsendet gegen die gemeinsame Cloakenöffnung zwei Mantelgefässe, welche in Fig. 783 *B* bereits als dorsale Zipfel in der Umgebung des Punktes *cl* zu erkennen sind. An grösseren Colonien umstehen die vier primären Ascidiozooide den hinteren, von der Cloakenöffnung abgewendeten Pol der Colonie. Demzufolge müssen die ihnen zugehörigen Mantelgefässe den längsten Verlauf nehmen (Seeliger).

5. Salpen.

Die Embryonalentwicklung der Salpen steht der der übrigen Tunicaten ziemlich unvermittelt gegenüber. Der Umstand, dass der sich entwickelnde Embryo mit der Athemhöhlenwand der Mutter verwächst, und dass sich an dieser Verwachsungsstelle unter Vermittlung der Reste des Eifollikels ein als Placenta zu bezeichnendes Ernährungsorgan des Embryos entwickelt, hat auf die Entwicklung verändernd eingewirkt. Wie in den meisten Fällen, in denen die Entwicklung innerhalb des Mutterleibes abläuft, ist dieselbe eine abgekürzte. Es kommt weder zur Ausbildung des Larvenschwanzes, noch der Chorda. Es muss auch gleich eingangs erwähnt werden, dass unsere Kenntnisse der Embryonalentwicklung der Salpen noch durchaus nicht als abgeschlossen zu betrachten sind. Hinsichtlich der wichtigsten Punkte (Furchung, Keimblätterbildung, Ausbildung der Placenta) begegnen wir in den bisherigen Untersuchungen zum Theil empfindlichen Lücken, zum Theil Angaben, denen wir nur mit Zweifeln beitreten können, weil sie mit Allem, was sonst über die Entwicklung anderer Tunicaten (und der Thiere überhaupt) bekannt geworden ist, im Widerspruche stehen. Unsere Darstellung wird mit diesen Schwierigkeiten zu rechnen haben und sich darauf beschränken müssen, ein Uebersichtsbild dessen zu geben, was nach den bisherigen Untersuchungen einigermaassen festzustehen scheint. Es würde aber zu weit führen, auf die zahllosen Widersprüche und unaufgeklärten Punkte dieses Gebietes genauer einzugehen.

Die Geschlechtsindividuen (Kettenformen) der Salpen sind Zwitter, doch ist die Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte zeitlich eine getrennte. Die von dem Stolo prolifer der Ammengeneration (Solitärform) sich loslösenden jungen Kettenformen sind zunächst weib-

lichen Geschlechtes. Sie werden von Individuen einer anderen Kette befruchtet und bringen einen Embryo zur Entwicklung. Erst während dieser Zeit kommt der Hode mit den Spermatozoen zur Ausbildung.

Die meisten Salpen bringen nur ein einziges Ei zur Entwicklung. Das gesammte Ovarium (Fig. 793 *ov*) besteht dann aus einem einzigen Follikel, welcher das Ei enthält und durch einen strangförmigen Oviduct mit dem Epithel der Athemhöhle in Verbindung steht. An dem Oviducte können wir zwei Abschnitte unterscheiden (Fig. 794): einen mit dem Follikel direct zusammenhängenden Theil (*st*), welcher aus einer einzigen Zellreihe besteht (der sog. Stiel des Follikels) und den erweiterten Mündungsabschnitt (*od*). Letzterer weist ein deutliches Lumen auf. Der Eifollikel liegt in der Wurzel des Nucleus, rechts neben dem Oesophagus (Fig. 793) und ist von Aesten des circumvisceralen Blutgefässnetzes umgeben. Auch der Oviduct erscheint von einem Blutgefässe (*b* in Fig. 794 *B*) bis nahe an seine Mündungsstelle begleitet. Letztere ist von Blutgefässen umflossen, welche dem vorletzten, rechten Transversalgefässe entspringen. Sie wandeln sich später in die placentalen Blutgefässe um (Todaro). Die Ausmündungsstelle des Oviducts (*x* in Fig. 793) findet sich an der rechten Seite des Körpers hinter dem vorletzten Muskelreifen, oberhalb des Nucleus. In der Umgebung der Ausmündung ist das Epithel der Athemhöhle schildförmig verdickt (Fig. 794 *A*, *ep*) und ragt ein wenig nach innen vor (Fig. 794 *B*, *ep*). Diese Vorwölbung ist die erste Anlage des sogenannten Epithelhügels (Salensky), welcher von Todaro als Uterus bezeichnet wurde.

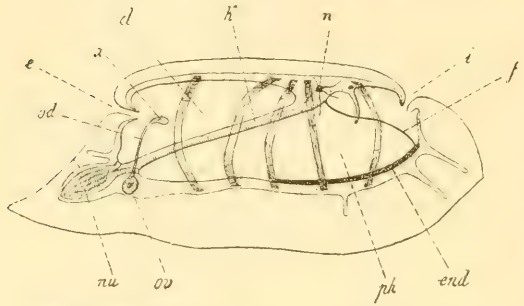


Fig. 793. Seitliche Ansicht von Salpa democratica-mucronata (combinirtes Bild nach Claus und Salensky).

cl Cloakenraum, *e* Egestionsöffnung, *end* Endostyl, *f* Flimmerbogen, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *n* Nervencentrum, *nu* Nucleus, *od* Oviduct, *ov* Ovarium (aus einem einzigen Eifollikel bestehend), *ph* Pharyngealraum, *x* Mündungsstelle des Oviducts.

Es erhebt sich die Frage, ob die Kettensalpen nach Geburt des reifen Embryos steril bleiben oder ob sie im Stande sind, einen neuen Eierstock zu produciren, der einen neuen Embryo liefern würde. Einige Beobachtungen Salensky's scheinen der letzteren Möglichkeit günstig gegenüberzustehen. Die Kettensalpen wachsen nämlich, während in ihnen der Embryo sich entwickelt, selbst an Grösse beträchtlich an, so dass die grössten Salpen die entwickeltsten Embryonen beherbergen. Salensky fand nun in einigen solcher grosser Kettenindividuen einen Placentarrest, der auf die vorhergegangene Ausstossung eines Embryos schliessen liess, und neben demselben ein reifes Ei oder einen ganz jungen Embryo.

Eine Ausnahme von der Regel, dass jedes Kettenindividuum nur ein Ei zur Entwicklung bringt, machen Salpa zonaria (nach Chamisso und Eschricht), S. Thilesii (nach Krohn) und S. hexagona (nach Traustedt), bei denen gleichzeitig mehrere Embryonen zur Entwicklung kommen, welche nicht auf der gleichen Höhe der Entwicklung stehen. Leuckart

(No. 98) schloss aus diesem Umstande, sowie aus dem Vorhandensein eines besonderen Anheftungspunktes der einzelnen Embryonen, dass hier multiple Eifollikel mit gesonderten Ausführungsgängen vorhanden sein müssten. Neuerdings hat man die genannten Formen zu dem Genus Jasis vereinigt (Lahille No. 38).

Bei vielen Salpenformen (S. maxima, S. pinnata, S. punctata) erscheint der Follikel durch eine Längsfurche unvollkommen in zwei Kammern getheilt (Fig. 794 *B*), von denen die eine das Ei während der Reifestadien beherbergt (Ovarialsack *ov*), während die andere (Embryonalsack *em*) dasselbe während der ersten Embryonalstadien in sich aufnimmt. Bei manchen Formen (z. B. bei S. maxima) setzt sich der Embryonalsack in einen spitz ausgezogen endigenden Fortsatz (*s*) fort. Letzterer wird bald rückgebildet, und sein Ueberrest dient in späteren Stadien, wenn der Embryonalsack durch die Verkürzung des Oviducts bis in den Epithelialhügel gerückt ist, zur Anheftung des Embryonalsackes an das Epithel desselben.

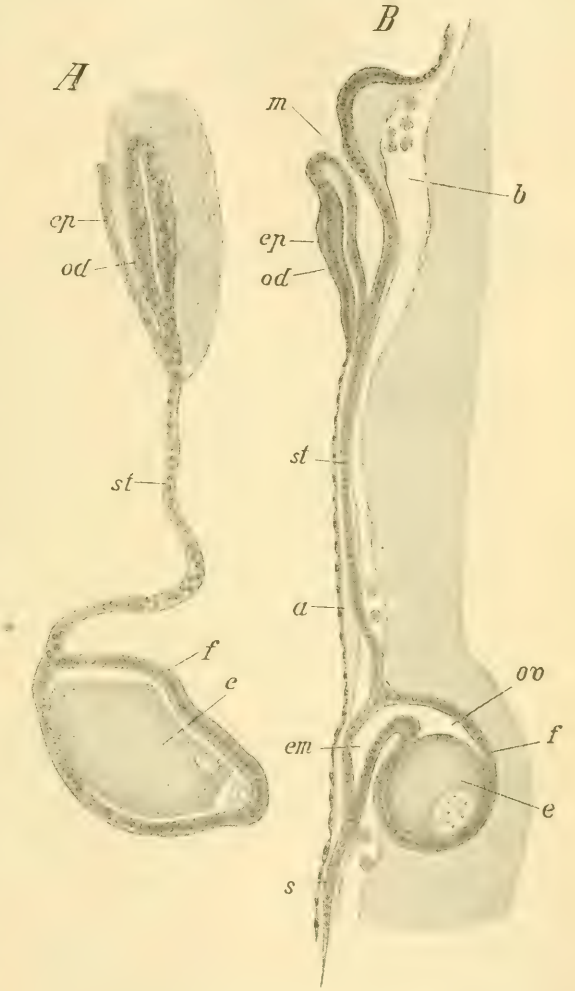


Fig. 794. Weiblicher Genitalapparat der Salpen.
A von Salpa pinnata (nach Salensky).
B von Salpa virgola (nach Todaro).
a Cloakenepithel des Mutterthieres, *b* Blutsinus, *e* Eizelle, *em* Embryonalkammer, *ep* Epithelialhügel, *f* Follikel, *m* Mündung des Oviducts, *od* distale erweiterte Parthie des Oviducts, *ov* Ovarialkammer, *s* Fortsatz der Embryonalkammer, *st* verengte Parthie des Oviducts (sog. Stiel des Follikels).

Ganz exceptionelle Verhältnisse finden wir hinsichtlich der Ausbildung des weiblichen Geschlechtsapparates bei Salpa (Pegea) bicaudata. Hier findet sich (Fig. 795) ungefähr in der Mitte des Körpers der Kettensalpen an der rechten Seite ein als Ausstülpung der Körperwand sich darstellendes, am Ende etwas gekrümmtes Rohr (Genitalrohr *g*, Salensky No. 104).

Das Lumen dieses Rohres communicirt mit der Athemhöhle (Fig. 796 *A*). Der kurze Oviduct mündet ganz hinten in den Fundus dieses Rohres zwischen zwei in das Lumen des Genitalrohres vorspringenden Epithelfalten (Incubationsfalten *f*). Trotz dieser eigenthümlichen Vorrichtungen, welche als modificirte Theile der die Oviductmündung umgebenden Parthie der Athemhöhlenwand aufgefasst werden müssen, scheint aus den Mittheilungen Salensky's hervorzugehen, dass die Embryonalentwicklung von Salpa bicaudata in den wesentlichsten Punkten von der der übrigen Formen nicht allzu verschieden ist. Je mehr der Embryo und die im Fundus des Rohres festgewachsene Placenta sich vergrössern, umsomehr wird das Rohr verkürzt. Schliesslich gelangt der Embryo durch die Mündung des Rohres in die Athemhöhle der Mutter (Fig. 796 *B*).

Die erste Veränderung, welche an dem Genitalapparate der Befruchtung des Eies vorhergeht, findet sich an ganz jungen Kettensalpen, welche im Begriffe stehen, sich vom Stolo prolifer der Amme loszulösen oder sich eben losgelöst haben. Dieselbe besteht in einer stetig fortschreitenden Verkürzung des Oviducts und macht sich zunächst an dem als Follikelstiel bezeichneten Abschnitte desselben geltend, dessen Zellen sich gegen einander verschieben, so dass sie bald mehrreihig angeordnet erscheinen, während sich im Inneren ein Lumen aushöhlt, so dass nun der Oviduct in seiner ganzen Länge durchgängig erscheint. Bei dieser Verkürzung des Oviducts (Fig. 797) rückt das Ei sammt dem Follikel immer mehr gegen die Mündung desselben. Der Oviduct dient bei dieser Bewegung als Gubernaculum.

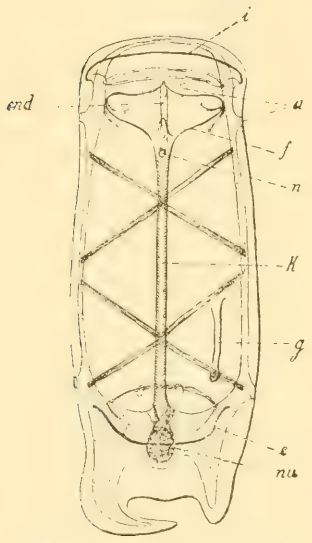


Fig. 795. Dorsalansicht von Salpa bicaudata (Original).

a Adhäsionspunkte der benachbarten Kettenindividuen, *e* Egestionsöffnung, *end* Endostyl, *f* Flimmerbogen, *g* Genitalröhre, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *n* Nervencentrum, *nu* Nucleus.

Jetzt ist den Samenkörperchen der Zugang zu dem Follikel eröffnet, und nun findet die Befruchtung statt. Nach Todaro (No. 112) soll das Eindringen des Spermatozoons und die Ausbildung des männlichen Pronucleus nach der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens und vor Ausbildung des zweiten stattfinden.

Die Furchung ist eine totale (Fig. 797 *A*, 798 *A* und *B*). Man hat Eier im Stadium der Zweitheilung, der Viertheilung und auch in späteren Furchungsstadien beobachtet; doch sind wir noch weit davon entfernt, einen Einblick in das Detail des Furchungsvorganges gewonnen zu haben. In einzelnen Fällen scheint die Furchung keine äquale zu sein; während Salensky den Embryo von Salpa mucronata im Stadium der Viertheilung aus vier gleichen Blastomeren bestehend abbildet, beobachtete derselbe Forscher sowie auch Todaro bei S. pinnata und punctata eine Ungleichheit der Blastomeren dieses Stadiums.

Was einer genaueren Verfolgung des Furchungsvorganges besondere Schwierigkeiten bereitet, ist der Umstand, dass während desselben sich

von der Wand des Follikels und des Oviducts Zellen loslösen (Fig. 797 *A*, *fz*), welche in das Lumen dieser Organe gerathen und sich den Blastomeren beimischen. Diese Einwanderung von Zellen, welche wir durchaus den Testazellen der Ascidien (vgl. oben pag. 1268) und den inneren Follikelzellen der Pyrosomen (pag. 1312) vergleichen können, ist eine so reichliche, dass die Blastomeren der späteren Furchungsstadien von denselben förmlich umhüllt erscheinen (Fig. 797 *B*). Sie sind dann wie in eine Grundmasse von Gonoblasten [so hat Salensky (No. 104) diese Zellen bezeichnet] eingebettet. Todaro, welcher diese

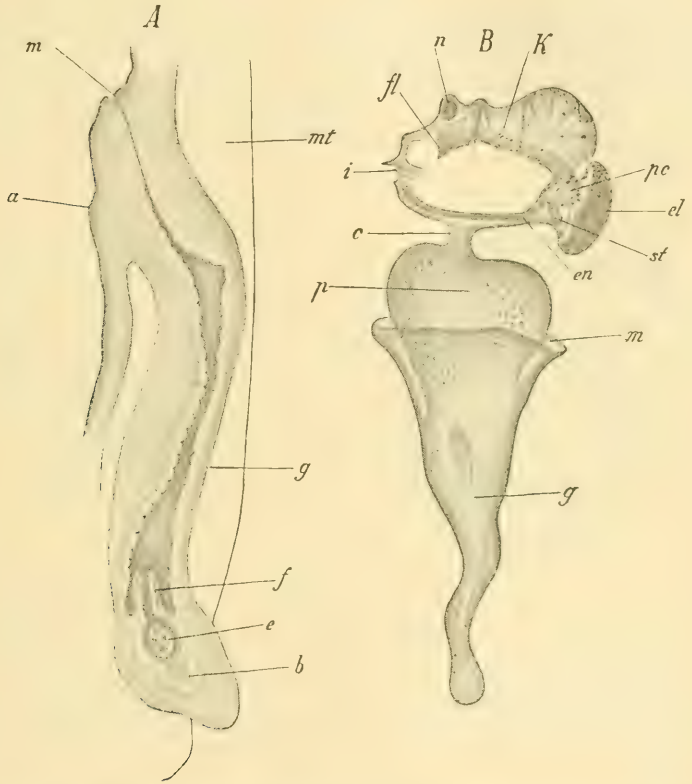


Fig. 796. Zwei Entwicklungsstadien von Salpa bicaudata (nach Salensky). *A* (combinirtes Bild nach Salensky), der Embryo *e* ist noch am Grunde der Genitalröhre *g* innerhalb des erweiterten Oviducts gelagert.

B der weitentwickelte Embryo ist sammt der Placenta aus der Genitalröhre *g* herausgetreten.

a Wand der Athemhöhle, *b* sog. Blutknospe (Rest des Follikels), *c* Nabelstrang (Verbindung zwischen Embryo und Placenta), *e* Embryo in dem erweiterten Oviduct, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *f* Genitalfalten, *fl* Flimmergrube, *g* Genitalröhre, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Mündung der Genitalröhre, *mt* Mantel, *n* Nervencentrum, *p* Placenta, *pc* Pericard, *st* Stolo prolifer.

Vermehrung und das Einwandern der Follikelzellen zuerst beobachtete (No. 108, 109), bezeichnet dieselben als Dotterzellen (cellule lecitiche) und ist der Ansicht, dass sie zur Ernährung des Embryos, welcher von den Blastomeren gebildet wird, dienen. Sie sollen einem körnigen Zer-

fall unterliegen und von den Blastomeren aufgenommen und verdaut werden. Schliesslich sollen sie vollständig verschwinden. Salensky dagegen (No. 104) erblickt in diesen Zellen die eigentlichen constituirenden Elemente des künftigen Embryos, daher er sie als Gonoblasten bezeichnet. Nach ihm sollen die grossen Blastomeren, welche bald einen eigenthümlichen Zerfall ihres Protoplasmas in Theilstücke erkennen lassen, sich später nicht mehr vermehren und überhaupt keiner besonderen Weiterbildung fähig sein. Sie sollen schliesslich zu Grunde gehen, während der Embryo von den Gonoblasten aufgebaut wird, welche den grössten Theil aller späteren Organanlagen bilden sollen. Für Salensky ist demnach die Embryonalentwicklung der Salpen ein zwischen Eientwicklung und Knospung die Mitte haltender Vorgang, welcher zwar mit einer regulären Eifurchung beginnt, bei welchem jedoch die Blastomeren später keine weitere Rolle spielen, während der Embryo zum grössten Theile aus Derivaten des Eifollikels aufgebaut wird. Salensky bezeichnet desshalb die Embryonalentwicklung der Salpen als folliculäre Knospung.

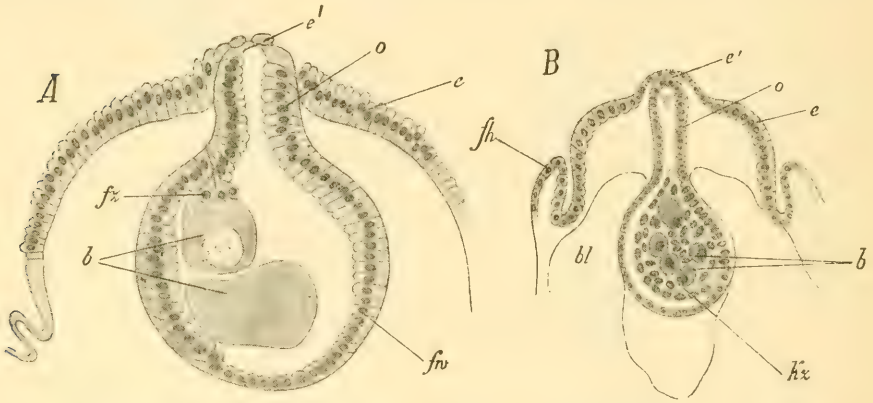


Fig. 797. Zwei Furchungsstadien von Salpa pinnata (nach Salensky).

A der Embryo besteht aus vier Blastomeren, von denen zwei auf dem Schnitte getroffen sind.

B der Embryo besteht aus einer grösseren Zahl von Blastomeren und aus zahlreichen kleineren Zellen (*kz*).

b Blastomeren, *bl* Blutsinusse, *e* Epithelhügel, *e'* modificirte Parthie des Epithelhügels (nach Salensky Ectodermkeim), *fh* Faltenhülle, *fw* Follikelwand, *fz* einwandernde Follikelzellen, *kz* kleinere Zellen des Embryos (Gonoblasten Salensky's), *o* verkürzter Oviduct.

A priori werden wir die Ansicht Salensky's über die Rolle, welche die Follikelzellen bei der Embryonalentwicklung der Salpen spielen, für eine äusserst unwahrscheinliche erklären müssen; dieselbe erscheint aber auch durch das, was uns Salensky über die entscheidenden Stadien mittheilt, durchaus nicht bewiesen[1]) Wir werden daher vorläufig den Anschauungen Todaro's als der wahrscheinlicheren Annahme beipflichten dürfen.

Wir haben oben gesehen (pag. 1312), dass Salensky auch in der Embryonalentwicklung von Pyrosoma den eingewanderten Follikelzellen oder Kalymmocyten einen erheblichen Antheil an dem Aufbaue des Embryos zuschreibt. Neuerdings gesteht derselbe Autor den Kalymmocyten einen An-

[1]) Wie uns Prof. Kowalevsky mündlich mittheilte, sollen neuerdings die Beobachtungen Salensky's von Korotneff (in einer russischen Schrift über die Station in Nizza) bestätigt worden sein.

theil an der Ausbildung des Cellulosemantels bei Distaplia zu (No. 49, vgl. oben pag. 1285).

Die oben erwähnte Verkürzung des Oviducts (Fig. 797) ist nicht bloss auf die Erweiterung seines Lumens und die damit verbundene Lageverschiebung der Zellen seiner Wand zurückzuführen; sie steht auch mit der oben besprochenen Einwanderung von Zellen in das Innere in ursächlichem Zusammenhang. Es wird eben auf diese Weise sehr viel Zellmaterial aus der Wand des Oviducts und des Follikels an den Embryo abgegeben. Der so verkürzte Oviduct bildet eine kurze, weite Kammer (Fig. 798 *A*), welche durch eine anfangs enge, bald jedoch sich erweiternde Oeffnung mit dem Follikel communicirt. Schliesslich verschmelzen beide Räume zu einer einheitlichen Kapsel, deren Lumen von dem Embryo fast vollständig ausgefüllt wird (Fig. 798 *B*). Die Wand dieser Kapsel, welche aus der Vereinigung des Oviducts und des Follikels hervorgegangen ist, wird (in nicht ganz exacter Weise) auch fernerhin als Follikelepithel bezeichnet.

Während der erwähnten Veränderungen hat sich die schildförmige Verdickung des Athemhöhlenepithels in der Umgebung der Mündungsstelle des Oviducts immer mehr erhoben und bildet nun eine hügelartige Vorwölbung (Epithelhügel Fig. 797 *e*, 798 *a*), welche in das Innere des Cloakenantheils der Athemhöhle vorragt. Bei der zunehmenden Verkürzung des Oviducts nähert sich der Follikel mit dem Embryo immer mehr und mehr dieser Vorragung. Schliesslich geräth er in das Innere des Epithelhügels, dessen Basis sich in späteren Stadien einschnürt (Fig. 800), so dass der Epithelhügel nur durch einen schmalen Stiel mit der Athemhöhlenwand in Verbindung bleibt. Der Embryo ragt nun, von einer Art von Brutsack umschlossen, in das Innere der Athemhöhle vor. Die Wand des Brutsackes, welcher — wie wir sehen werden — nur eine vorübergehende Bildung darstellt, ist eine doppelte. Die äussere Wand (Fig. 798 *C*, *a*) desselben ist eine modificirte Parthie des Athemhöhlenepithels, während wir in der inneren Wand (Fig. 798 *C*, *b*) das Follikelepithel erkennen. Es scheint, dass in diesen Stadien sich die Mündung des Oviducts in die Athemhöhle vollständig geschlossen hat.

Nach Ablauf der Furchung stellt der Embryo einen soliden rundlichen Körper dar, welcher aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt ist. Letztere würden nach Salensky grösstentheils dem Follikelepithel entstammen; nach Todaro dagegen sind sie durch Theilung aus den Blastomeren hervorgegangen. Wir werden an dieser letzteren Annahme, als der wahrscheinlicheren, vorläufig festhalten dürfen. Man kann nach Todaro zwischen diesen Embryonalzellen noch die dem Follikelepithel entstammenden Zellen, welche dem Untergang gewidmet sind, unterscheiden. Es muss allerdings erwähnt werden, dass Salensky im Inneren des Embryos noch lange nach beendigter Furchung, zu einer Zeit, in welcher bereits die ersten Organanlagen deutlich zu werden beginnen (vergl. Fig. 806 *A*, *b*), einzelne grosse Blastomeren in bestimmter Anordnung aufzufinden im Stande war. Die Bedeutung dieser letzteren ist noch durchaus dunkel, wie wir denn überhaupt hinsichtlich jener Stadien der Salpenentwicklung, welche zwischen der Furchung und der beginnenden Organentwicklung liegen, und in denen wir die Keimblätterbildung erwarten würden, noch durchaus im Unklaren sind. Eine Furchungshöhle scheint den Salpen durchwegs zu fehlen.

Hinsichtlich der weiteren Entwicklungsvorgänge ergeben sich für die einzelnen Salpenarten gewisse Differenzen, welche allerdings, wie es

scheint, nicht auf principielle Gegensätze zurückzuführen sind. Da die Entwicklung der meisten Arten bisher nur überaus fragmentarisch bekannt geworden ist, so beschränken wir uns darauf, die beiden am besten studierten Formen eingehender zu betrachten. Es sind dies S. democratica-mucronata und S. pinnata. Dieselben repräsentiren zwei verschiedene Typen der Entwicklung, welche durch das Vorkommen oder Fehlen der Faltenhülle und durch den Bau der Placenta unterschieden sind.

A. Formen ohne Faltenhüllen.

Der Embryo von Salpa (Thalia) democratica-mucronata ragt in jenen Stadien, welche den Abschluss des Furchungsprocesses bezeichnen (Fig. 798 *C*), in Gestalt eines Kegels in die Athemhöhle der Mutter vor. Später verlängert er sich und nimmt die Form eines mehr cylindrischen, am Ende abgerundeten Zapfens an (Fig. 799 *B*). Er ist

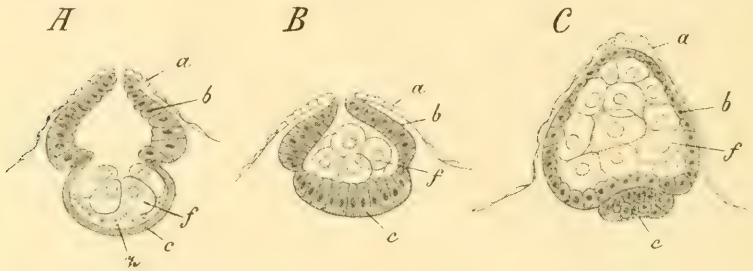


Fig. 798. Furchungsstadien von Salpa democratica (nach Salensky).
A der gefurchte Embryo liegt noch im Eifollikel (*c*).
B der Embryo ist in die Oviducthöhle (*b*) eingetreten. Der Rest des Follikels hat sich zusammengezogen (*c*) und stellt die erste Anlage der Placenta dar.
C späteres Stadium.
a sog. Epithelialhügel = äussere Brutsacklamelle, *b* verkürzter Oviduct = innere Brutsacklamelle, *c* Eifollikel = Anlage der Placenta, *f* Blastomeren, *z* eingewanderte Follikelzellen? Dieselben sind in *B* und *C* nicht abgebildet.

noch von beiden Hüllen des Brutsackes umkleidet (Fig. 798 *C*, 799 *A*, *a* und *b*). Die erste Differenzirung, welche sich am Embryo bemerkbar macht, besteht in dem Auftreten einer continuirlichen, oberflächlichen Zellenlage, in welcher wir das Ectoderm des Embryos erkennen (Fig. 799 *A*, *ec*). Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen wichtige Umwandlungen des Brutsackes. Die äussere Lamelle dieses letzteren, welche eine mit dem Athemhöhlenepithel der Mutter continuirliche Schicht darstellt (Fig. 799 *a*), wandelt sich bald in ein ungemein dünnes Plattenepithel um. In der inneren Lamelle des Brutsackes (Fig. 799 *b*) liegt das veränderte Epithel des Oviducts und Follikels vor. Wir unterscheiden an demselben eine einfache Zellschichte, welche den Embryo anfangs noch ringsum continuirlich umhüllt. Dies ist die innere Brutsacklamelle im eigentlichen Sinne, und ist dieselbe wohl wesentlich auf den veränderten Oviduct zu beziehen. Dem Grunde des von der inneren Brutsacklamelle gebildeten Sackes haftet eine Zellanhäufung an (*p*), welche wahrscheinlich das umgewandelte Zellmaterial des Follikels darstellt und in welcher wir die erste Anlage der Placenta zu erkennen haben.

Es scheint, dass die innere Brutsacklamelle sehr bald zurückgebildet wird (Fig. 799 *B*) und einer vollständigen Degeneration anheimfällt. Diese Degeneration scheint zunächst in einer den Embryo quer umziehenden Zone aufzutreten, so dass dann von der inneren Brutsacklamelle nur ein das vordere Ende des Embryos bedeckendes Häubchen und ein hinterer becherförmiger Abschnitt übrig bleibt, welcher mit der Placentaanlage in Zusammenhang steht und sich bald mit letzterer vollständig vereinigt, während das vordere Häubchen, wie es scheint, bald gänzlich zerfällt. Der Embryo ist dann nur mehr von einer einzigen Hülle, der äusseren Brutsacklamelle (*a*), bedeckt.

Wir haben uns hier auf Grund eigener Anschauung hinsichtlich des Schicksals der inneren Brutsacklamelle der älteren Darstellung Salensky's (No. 100) angeschlossen. Nach den neueren Mittheilungen dieses Autors sollte die innere Brutsacklamelle nicht zu Grunde gehen, sondern in innige Verbindung mit dem Embryo treten, um sich schliesslich in das Ectoderm

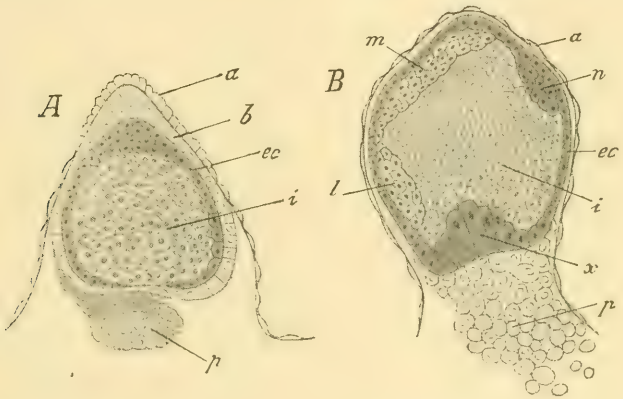


Fig. 799. Zwei Schnitte durch Embryonen von Salpa democratica-mucronata (stark schematisch nach Salensky).

A jüngeres Stadium.

B Sagittalschnitt durch ein älteres Stadium.

a äussere Brutsacklamelle, *b* innere Brutsacklamelle, *ec* Ectoderm, *i* innere Zellmasse (Entoderm + Mesoderm?), *l* Eläoblastanlage, *m* Mesoderm (?), *n* Anlage des Nervencentrums, *p* Follikelrest = Anlage des Placentargewebes, *x* Ectodermverdickung, aus welcher das Dach der Placenta hervorgeht.

des letzteren umzuwandeln. Das Ectoderm würde nach dieser Ansicht bei S. democratica-mucronata auf das umgewandelte Oviductepithel zurückzuführen sein. Eine solche Auffassung muss schon a priori als wenig wahrscheinlich bezeichnet werden. Nach eigener, vorläufiger Orientirung an dem Objecte will es uns scheinen, als wenn die ältere Angabe Salensky's mehr Berechtigung hätte.

Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 799 *B*) zeigt der Embryo einige wichtige Differenzirungen. Es ist an der Grenze von Ectoderm und Entoderm das Mesoderm (*m*) aufgetreten in Gestalt einer Zellschicht, welche keimblattartig ausgebreitet nach rechts und links auf die Seiten des Embryos übergreift. Ferner finden wir das Centralnervensystem (*n*) als eine vom Ectoderm ausgehende Zellwucherung angelegt. Durch die Lage derselben ist die Symmetrieebene und das vordere Körperende des

Embryos gekennzeichnet. Diametral gegenüber liegend findet sich eine weitere Zellanhäufung (*l*), welche Salensky gleichfalls auf das Ectoderm zurückführt und in welcher die erste Anlage des Eläoblasts gegeben erscheint. Jener Theil des Ectoderms, welcher mit der Placentaanlage in Contact steht, zeichnet sich schon jetzt durch die Grösse und Höhe seiner Zellen aus (*x*). Es ist diess die Anlage jener Lamelle, welche in die Bildung des sogenannten Daches der Placenta eingeht.

Wenn so schon die Grundzüge der Organisation des Salpenembryos vorgezeichnet erscheinen, so treten dieselben in dem folgenden Stadium (Fig. 800) noch deutlicher zu Tage durch die Entwicklung der Höhlensysteme des Körpers. Indem die innere Zellmasse von dem Ectoderm sich abtrennt, wird die hier entstehende und sich allmählich erweiternde Spalte zur Anlage der primären Leibeshöhle (*l*). In ähnlicher Weise kommt im Inneren der Entodermzellmasse eine Aushöhlung zu Stande, in welcher wir die erste Anlage des Darmlumens, speciell der Athemhöhle (Pharynx) erkennen (Fig. 800 *d*). Diese Höhle ist bei

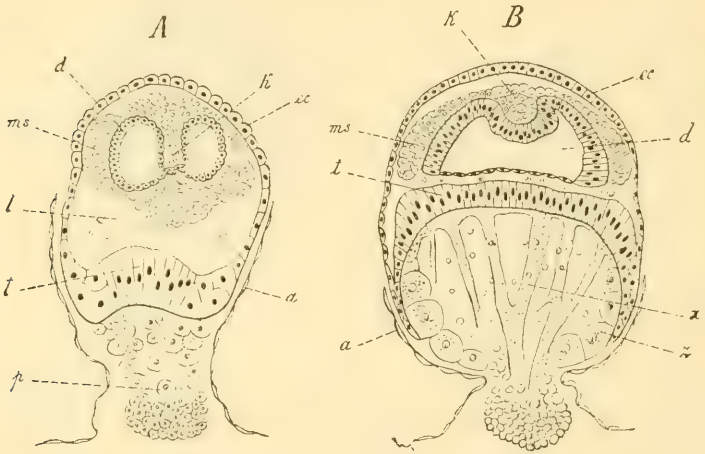


Fig. 800. Querschnitte durch zwei Embryonalstadien von Salpa democratica-mucronata. (Schemata nach eigenen Präparaten.)

a äussere Brutsacklamelle, *d* Anlage des Darmkanals, *ec* Ectoderm, *k* Anlage der Kieme, *l* primäre Leibeshöhle, *ms* Mesoderm, *p* Anlage der Placenta (Follikelrest), *t* verdickte Ectodermlamelle, aus welcher das sog. Dach der Placenta hervorgeht, *x* Gewebe der Placenta, *z* randständige, grosse Zellen des Placentagewebes.

ihrem ersten Auftreten aus zwei lateralen Theilen zusammengesetzt, welche in der Medianebene nur durch eine schmale Verbindung zusammenhängen (Fig. 800 *A*). Der zwischen den beiden Hälften der Darmhöhle von der Dorsalseite hereinragende Wulst muss als die erste Anlage der Kieme betrachtet werden (Fig. 800 *B*, *k*). Letztere trennt sich von der Darmanlage ab, indem sich zwischen ihr und dem Ectoderm die Cloakenhöhle ausbildet, mit welcher die beiden nach oben ragenden seitlichen Divertikel des Pharynxraumes sich verbinden. Die Cloakenhöhle der Salpen wird von Todaro (No. 113) auf eine Ectodermeinstülpung zurückgeführt. Die Kieme, welche ursprünglich einen soliden Zellwulst darstellt, wird in späteren Stadien in ein Rohr umgewandelt, indem die inneren Zellen zu Blutkörperchen sich umbilden und in den Blutstrom gelangen.

Bevor wir auf die übrigen Veränderungen im Bereiche des Embryos näher eingehen, müssen wir die Rückbildung des Brutsackes und die Entwicklung der Placenta ins Auge fassen. Nach der oben geschilderten Degeneration der inneren Brutsacklamelle ist der Embryo nur mehr von dem sehr dünnen Epithel der äusseren Brutsacklamelle (Fig. 799 *B*, *a*), welche nur aus einer differenten Parthie des Athemhöhlenepithels der Mutter besteht, umhüllt. Diese äussere Brutsacklamelle kann der weiteren Vergrösserung des Embryos nicht folgen. Sie zerreisst an jener Stelle, an welcher ursprünglich die Oviductmündung bestand, und zieht sich über den Embryo nach unten zurück (Fig. 800). Der Embryo, welcher ursprünglich im Follikel lag (Fig. 798 *A*), später in den erweiterten Oviduct vorrückte (Fig. 798 *B*), wird durch diese Zurückziehung der äusseren Brutsacklamelle in die Athemhöhle der Mutter hinein geboren, in welcher er von nun an frei vorliegt.

Wir haben (pag. 1340) gesehen, dass der unteren Fläche des Embryos eine compacte Zellmasse (Fig. 799 *p*) anhaftet, welche die erste Anlage der Placenta darstellt und auf das umgewandelte Zellmaterial des Eifollikels zurückzuführen ist. Die äussere Brutsacklamelle zieht sich nun auch über diese Zellmasse vollständig zurück, um schliesslich als ein trichterförmig eingeschnürter Ringwulst die Verbindung der Placentaanlage mit dem Mutterthiere zu vermitteln (Fig. 801 *a*). Die Placentaanlage würde nach erfolgter Zurückziehung der äusseren Brutsacklamelle blossliegen, wenn nicht eine dünne Ectodermlage (Fig. 801 *ec*) des Embryos, der Zurückziehung des Brutsackes folgend, dieselbe von aussen umhüllte. Durch diese Umwachsung der Placenta mit einer Ectodermlamelle, welche von Salensky nicht beobachtet wurde, von deren Vorhandensein wir uns aber deutlich überzeugen konnten, wird die Placenta gleichsam dem Embryo incorporirt. Die Placenta erscheint sodann ringsum von einer Kapsel, welche dem Ectoderm des Embryos entstammt, umhüllt. Die Seitenwände dieser Kapsel sind durch die ebenerwähnte dünne Lamelle gebildet, die obere Wand oder das sog. Dach der Placenta (Fig. 800 *t*) dagegen von jener mächtigen Ectodermschicht, deren Entstehung wir oben (pag. 1342) verfolgt haben. Nach unten besitzt die ectodermale Kapsel der Placenta eine Oeffnung, durch welche die Placentarhöhle mit dem Blutgefässsystem der Mutter communicirt. Die Placentarhöhle entsteht in der Form von Lücken oder Spalten, welche im Bereiche des Placentagewebes auftreten und dasselbe auflockern. Die ursprünglich compact liegenden Zellen des Placentagewebes wandeln sich nun zum Theil in eine der ectodermalen Kapsel anliegende Schicht grosser, succulenter Zellen, zum Theil in ein granulirtes, die Höhle der Placenta durchziehendes Trabekelwerk um (Fig. 800 *B*, 801 *x* und *z*). Es geht hieraus hervor, dass, wie bereits Leuckart (No. 98) ganz richtig hervorgehoben hat, die Höhle der Placenta mit dem Blutgefässsystem der Mutter, niemals aber mit der Leibeshöhle des Embryos in Communication steht. Von letzterer ist sie stets durch die continuirliche ectodermale Kapsel der Placenta getrennt. Wir stellen uns hier auf Grund eigener Untersuchungen in Gegensatz zu der Angabe Salensky's, nach welcher die Placentarhöhle als ein Theil der Leibeshöhle des Embryos angelegt wird.

Die Placenta vermittelt die Ernährung des Embryos. In späteren Stadien gewinnt sie an Selbstständigkeit, indem ihre Verbindung mit dem Embryo sich einschnürt (Fig. 803). Diese Insertionsstelle der Placenta liegt an der Ventralseite des Embryos zwischen beiden Endostylfalten. Bei der Trennung des Embryos von der Mutter bleibt die

Placenta an dem Embryo hängen. Noch lange kann man an freischwimmenden Solitärformen den Rest der Placenta als ein kleines, in der Mantelsubstanz eingeschlossenes, gestieltes Körperchen erkennen (Leuckart). Nach Leuckart wird die Wunde, welche in der Wand der mütterlichen Athemhöhle bei der Abtrennung des Embryos entsteht, durch die Ueberbleibsel des Brutsackes geschlossen, welche noch eine Zeit lang als eine Art Corpus luteum erkennbar bleiben. Der Embryo wird durch die Cloakenöffnung der Mutter geboren.

Hand in Hand mit der Ausbildung der Placenta wird die definitive Körpergestalt des Embryos zur Entwicklung gebracht. Derselbe zeigte anfangs die Gestalt eines in die Athemhöhle der Mutter vorragenden Zapfens (Fig. 799), wobei die Hauptaxe dieses Zapfens der späteren dorsoventralen Dimension entsprach. Der Embryo streckt sich nun in senkrechter Richtung zu dieser Axe (Fig. 801) nach der Dimension seiner späteren Längsaxe. Er nimmt bald die Gestalt einer Walze und nach Entwicklung des **Cellulose-Mantels** die eines vierkantigen Prismas an. Die Mantelsubstanz wird ganz auf die oben für die Ascidien (pag. 1284)

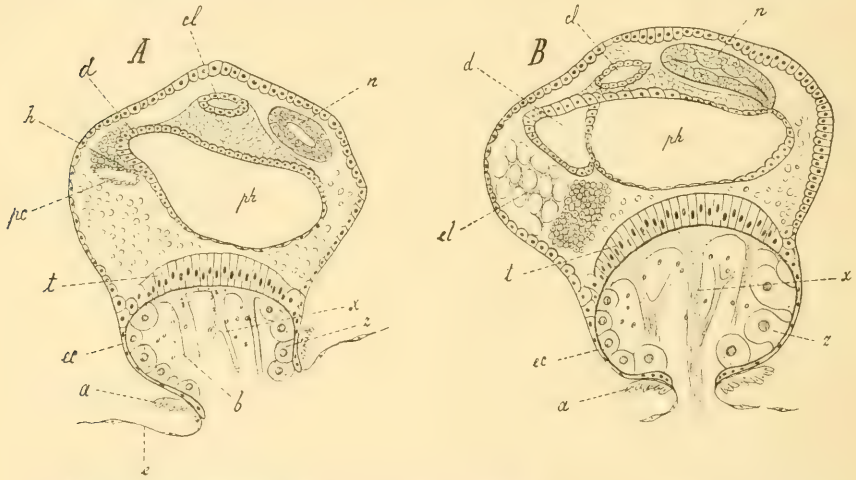


Fig. 801. Längsschnitte durch zwei spätere Embryonalstadien von Salpa democratica-mucronata (nach Salensky, etwas abgeändert).

a zurückgezogene äussere Brutsacklamelle, *b* Blutsinus innerhalb der Placenta, *cl* Cloake, *d* Anlage des Darmkanals, *e* Athemhöhlenepithel der Mutter, *ec* Ectodermüberzug der Placenta, *el* Eläoblast, *h* Herzanlage, *n* Nervensystem, *pc* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynxhöhle, *t* sog. Dach der Placenta, *x* Gewebe der Placenta, *z* randständige Zellen des Placentagewebes.

geschilderte Weise zur Entwicklung gebracht. Sie entsteht an der äusseren Fläche des Ectoderms als eine Ausscheidung, in welche bald einzelne Zellen einwandern. Zum Schlusse werden jene beiden conischen Fortsätze (Fig. 849 pag. 1399) entwickelt, welche für Salpa democratica (Solitärform) charakteristisch sind.

Das Nervensystem haben wir als eine solide Zellwucherung des Ectoderms auftreten sehen. Bald löst es sich von letzterem ab und nimmt, indem in seinem Inneren ein Hohlraum zur Entwicklung kommt, die Gestalt einer durch ihre Grösse und die Dicke ihrer Wandungen ausgezeichneten Blase an (Fig. 801 *n*). Es war schon Kowalevsky (No. 96) bekannt, dass diese Blase sich später in die Länge streckt und

durch Einschnürungen undeutlich in drei hinter einander folgende Abtheilungen zerfällt, welche mit den primären Hirnblasen der Wirbelthierembryonen eine gewisse Aehnlichkeit aufweisen (Fig. 801 *B*, *n*). Die vorderste dieser drei Hirnblasen tritt mit ihrem vordersten Ende in innige Verbindung mit der entsprechenden Stelle des Athemhöhlenepithels, und hier vollzieht sich später ein Durchbruch, so dass die Neuralhöhle mit der Athemhöhle communicirt. Der so gebildete Kanal ist die erste Anlage der späteren Flimmergrube (Fig. 803 *fl*). Während dieses Organ sich immer mehr entwickelt, verdicken sich die Wände der Ganglienblase; dieselbe verkürzt sich, ihr Lumen verschwindet, und so geht allmählich die blasenförmige Anlage in das definitive Ganglion des Embryos über. Ein von dem letzteren nach der Dorsalseite sich erhebender zapfenförmiger Vorsprung, auf welchem an drei Stellen Pigmenthäufungen auftreten, stellt die Anlage des Auges dar.

Genaueres über die Entwicklung der Augen ist neuerdings durch M. Metcalf (No. 99), sowie durch Bütschli (No. 94) bekannt geworden. Die Augen erscheinen nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern auch bei der Solitärform und Kettenform derselben Art in verschiedener Ausbildung. Nach Bütschli ist die einfachste Form des Salpenauges gegeben in einer hügelförmigen Vorwölbung des Gehirns (Fig. 802 *A*), welche entsprechend der Wölbung des Hügels stäbchentragende Sehzellen erkennen lässt, während die Seiten der Vorwölbung von Pigmentzellen eingenommen sind. An diesem Auge sind sonach die Stäbchen der Lichtquelle direkt zugewendet. Bei anderen Formen differenzirt sich die Augenanlage in drei Parthien, welche entweder hufeisenförmig vereinigt bleiben oder drei vollständig von einander getrennte Augen darstellen, von denen ein unpaares medianes die ursprünglichen einfachen Verhältnisse beibehält (Fig. 803 *B*, *a*), während die beiden seitlichen durch eine Drehung der Retinazellen zu inversen Augen umgewandelt werden (*b*). Bütschli homologisirt unter der Annahme einer nicht zur Beobachtung kommenden Augenblase das mediane, nicht invertirte Auge mit dem Scheitelauge der Wirbelthiere und die seitlichen invertirten Augen mit dem paarigen Auge der Vertebraten. Es muss hier erwähnt werden, dass das Auge der Ascidienlarven sich durch den Umstand, dass seine Stäbchen gegen die Gehirnhöhle gerichtet sind, direct an die Verhältnisse des paarigen Wirbelthierauges anschliesst. Vgl. die Einwendungen M. Metcalf's (No. 99a) und Göppert (No. 94a).

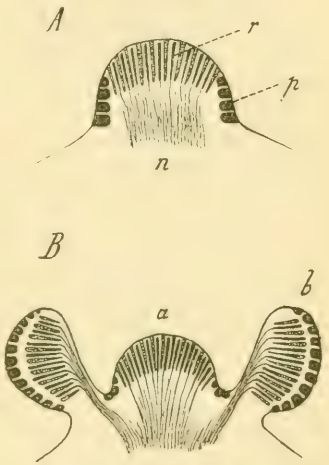


Fig. 802. Schematische Darstellung des Salpenauges (nach Bütschli).

A Typus des einfachen Salpenauges.

B Typus des dreitheiligen Salpenauges.

a mediane Parthie, *b* laterale Parthie des dreitheiligen Auges, *n* Nervenfasern, *p* Pigmentzellen, *r* Retina.

Die erste Anlage des Pharynx, sowie die Entwicklung der Kieme haben wir bereits oben (pag. 1342) besprochen. Die Wand der Pharynxhöhle wird durch ein einfaches Epithel gebildet, dessen Zellen cubische oder mehr abgeplattete Form besitzen. Die Anlage des Endostyls (Hypo-

branchialrinne) zeigt sich in der Gestalt paariger, ursprünglich weit von einander abstehender Falten (Fig. 803 *es*) dieses Epithels, welche erst später näher an einander rücken und dann die in der ventralen Mittellinie von den Flimmerbögen bis in die Nähe des Oesophaguseinganges hinziehende Hypobranchialrinne begrenzen. Als ähnliche Erhebungen entstehen auch die Anlagen der Flimmerbögen, welche von dem Vorderende des Endostyls den Eingang der Athemhöhle umgreifend gegen das vordere Ende der Kieme verlaufen. Erst in späten Stadien treten die Anlagen der **Ingestions-** und **Egestionsöffnung** (Fig. 803 *i* und *e*) in der Form querer Ectodermeinsenkungen auf, welche gegen die Athemhöhle durchbrechen. Die Anlage der Egestionsöffnung (Cloakenöffnung) liegt ursprünglich fast in der Mitte der Dorsalseite des Körpers (Fig. 803). Später rückt sie unter gleichzeitiger Verkleinerung des als Nucleus bezeichneten Körperabschnittes weiter nach hinten.

Die Anlage des **Darmkanals** im engeren Sinne (Fig. 801 *B*, *d*) stellt ursprünglich ein nach hinten gerichtetes Divertikel der Athemhöhle dar. Später wird dieser Blindsack durch zwei von unten her einschneidende Falten in drei Räume getheilt (Fig. 803 *oe*, *m*, *ed*), von denen der vorderste als Anlage des Oesophagus bezeichnet werden muss, während der hinterste die Enddarmanlage darstellt. Der mittlere Abschnitt ist die Anlage des Magenblindsackes. Der Enddarm (Intestinum) krümmt sich nach links und oben, um mit seinem blinden Ende die Cloakenwand zu erreichen, an welcher Stelle später der Durchbruch der sog. Afteröffnung stattfindet.

Wir haben gesehen, dass das Mesoderm (Fig. 800 *B*, *ms*) in der Form zweier Lamellen, welche dem Entoderm dicht anliegen, die Seitenwände der Athemhöhle umgreift. Aus diesen Lamellen gehen nach Leuckart die **Muskelreifen** hervor, indem zunächst durch eine im Bereiche dieser Lamellen auftretende Fensterbildung die den einzelnen Muskelreifen entsprechenden Mesodermbänder von einander getrennt werden. Später wird dann in diesen letzteren die quergestreifte contractile Substanz abgelagert. Auch das **Herz** verdankt nach Salensky seine Entstehung dem Mesoderm, und zwar der an der rechten Körperseite gelegenen Mesodermlamelle, welche sich über das hintere Ende der Athemhöhlenwand nach hinten fortsetzt und daselbst ein Säckchen (Fig. 803 *p*) zur Ausbildung bringt, in welchem wir die erste Anlage des Pericardialsäckchens erkennen. Ein von der verdickten Dorsalwand des Säckchens sich gegen das Lumen desselben einstülpender, anfangs solider Wulst, welcher sich später aushöhlt, stellt die Anlage des eigentlichen Herzens dar, dessen Entwicklungsweise sich demnach durchaus der oben (pag. 1295) für die Ascidien geschilderten anschliesst. Die Blutgefässe entstehen anscheinend als Lückenräume innerhalb jenes gallertigen Bindegewebes, welches in späteren Stadien die primäre Leibeshöhle erfüllt. Es ist zu erwähnen, dass bei den Salpen, wie besonders Todaro hervorhebt und abbildet, die Blutgefässe durchaus mit einer zelligen Intima ausgekleidet erscheinen (vgl. Fig. 794 *B*, *b*). Es würden hiernach die Salpen zu den Ascidien, denen nach Van Beneden und Julin (vgl. oben pag. 1290, 1296) eine solche Intima fehlen soll, in einen Gegensatz treten.

Der **Eläoblast** (Fig. 803 *eb*), dessen Anlage wir oben (pag. 1342) erwähnt haben, erreicht erst in den späteren Stadien des embryonalen

Lebens seine vollkommene Ausbildung, um nach der Geburt des Embryos einer allmählichen Atrophie anheimzufallen. Er stellt eine Zellmasse dar, deren grosse, polygonale Zellen mit Reservenahrungsstoffen erfüllt sind. Die auffallende Uebereinstimmung, welche der sich rückbildende Larvenschwanz von Doliolum (vgl. oben pag. 1311) mit dem Eläoblast aufweist, bestimmte Salensky, dies seiner Bedeutung nach räthselhafte Organ als Homologon des Schwanzes und der Chorda der Ascidienlarven in Anspruch zu nehmen. Der Umstand jedoch, dass der Eläoblast, wie wir sehen werden, auch in den Knospen der Salpen und Pyrosomen zur Anlage kommt, steht dieser Deutung allerdings wenig günstig gegenüber. Physiologisch ist der Eläoblast wahrscheinlich (mit Leuckart) als ein vorläufiges Depot von Nahrungsstoffen zu betrachten, welche während der Entwicklung des Embryos allmählich verbraucht werden.

An den weiter ausgebildeten Embryonen lässt sich bereits die erste Anlage des **Stolo prolifer** (Fig. 803 *st*) erkennen. Dieselbe besteht zunächst in einem Divertikel der Pharynxwand, welches seiner Lage nach dem hinteren Ende des Endostyls entspricht und sich gegen die linke Körperseite wendet. Bald wird entsprechend diesem Entodermdivertikel auch das Ectoderm vorgebuchtet. Der Raum zwischen beiden Schichten füllt sich nach Seeliger (No. 105) mit Mesenchymzellen, so dass dann der kurze zapfenförmige Stolo aus drei Keimschichten besteht (vgl. unten pag. 1399 ff.).

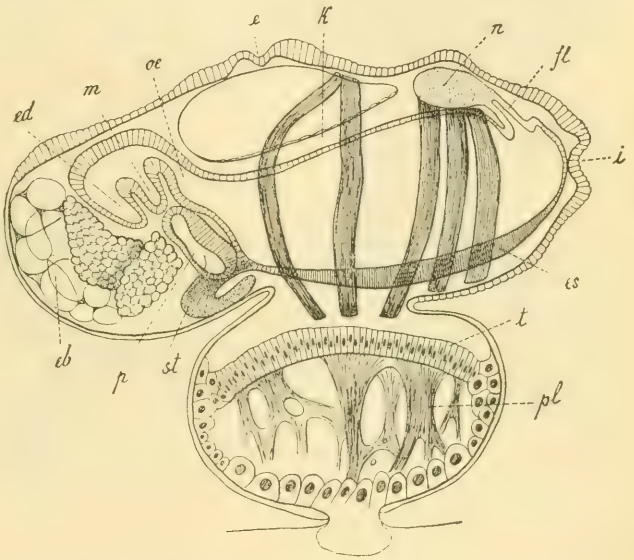


Fig. 803. Späteres Embryonalstadium von Salpa democratica-mucronata (nach Salensky).

e Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Magendivertikel, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialsack, *pl* Placenta, *st* Stolo prolifer, *t* sog. Dach der Placenta.

B. Formen mit Faltenhülle.

Die Entwicklung der hierher gehörigen Formen (S. [Cyclosalpa] pinnata, S. africana-maxima, S. fusiformis, S. punctata) unterscheidet sich in vielen wesentlichen Punkten von derjenigen der S. democratica-mucronata. Die Hauptunterschiede bestehen in der Entwicklung einer äusseren Faltenhülle, welche nach Rückbildung des primären (auch bei S. democratica-mucronata vorhandenen) Brut-

sackes einen secundären Brutsack darstellt, und in der eigenartigen Entwicklung der Placenta. Auch der Organentwicklung scheint hier ein anderer Typus zu Grunde zu liegen. Unter sich scheinen diese Formen ziemlich übereinzustimmen. Wenngleich sie bereits von vielen Forschern, vor Allem von Todaro, Barrois und Salensky auf ihre Entwicklung studirt wurden, so sind doch unsere Kenntnisse derselben womöglich noch lückenhafter, als dies für S. democratica-mucronata der Fall ist. Wir halten uns in unserer Schilderung vorwiegend an S. pinnata, der verhältnissmässig am besten bekannten Form.

Gehen wir bei der Betrachtung der Embryonalentwicklung von S. pinnata von dem Stadium der Fig. 804 *A* aus, so treffen wir hier Verhältnisse, welche sich den für S. democratica-mucronata geschilderten ziemlich enge anschliessen. Der Embryo besteht aus grossen und kleinen Zellen. Von diesen sind die grossen (*b*), deren Plasma einen eigentümlichen Zerfall in polygonale Theilstückchen aufweist, wohl als directe Abkömmlinge der Blastomeren zu betrachten. Sie scheinen sich wenig zu vermehren und bleiben bis in die Stadien der beginnenden Organ-

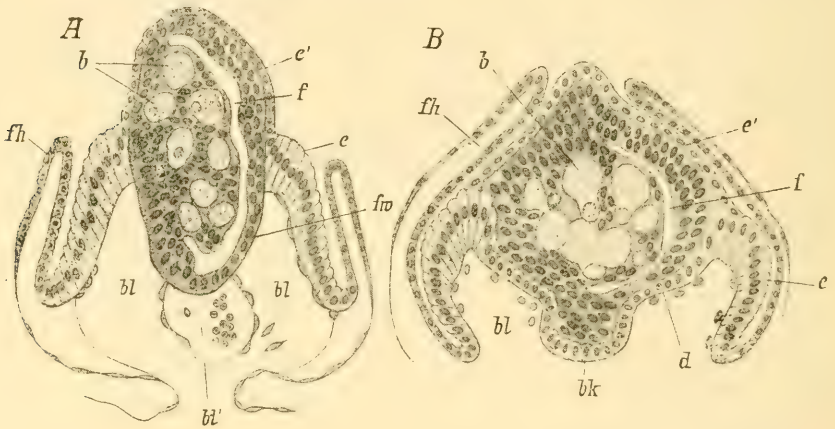


Fig. 804. Zwei Entwicklungsstadien von Salpa pinnata (nach Salensky), im Anschlusse an Fig. 797 *B*.

b Blastomeren, *bk* sog. Blutknospe, *bl* Bluträume der Placenta, *bl'* medianer Blutsinus, *d* sog. Dach der Placenta, *e* unterer Theil des Epithelhügels, später als Placentarmembran bezeichnet, *e'* oberer Theil des Epithelhügels, nach Salensky Ectodermkeim, *f* Follikelhöhle, *fh* Faltenhülle, *fw* Follikelwand.

entwicklung im Embryo erkennbar (vgl. Fig. 806 *A*, *b*). Ihre Bedeutung und ihre weiteren Schicksale sind nicht aufgeklärt. Die zahlreichen kleinen Zellen, welche die grösste Masse des Embryos ausmachen, werden von Salensky sämmtlich auf eingewanderte Follikelzellen bezogen, während wir mit Todaro annehmen dürfen, dass sie zum Theil aus Embryonalzellen, welche von den Blastomeren stammen, zum Theil aus eingewanderten Follikelzellen bestehen. Letztere gehen zu Grunde, während erstere an dem Aufbau des Embryos wesentlich betheiligt sind (vgl. oben pag. 1338).

Der Embryo liegt in einem Sacke (Fig. 804 *A*, *fw*), welcher aus der Vereinigung des Follikels mit dem erweiterten Oviducte hervorgegangen ist. Die Wandung dieses Sackes haben wir bei S. demo-

cratica-mucronata als innere Brutsacklamelle bezeichnet. An dem hinteren Ende dieses Sackes macht sich bei den in Rede stehenden Formen sehr bald eine sich immer schärfer sondernde Verdickung (Fig. 804 *B, bk*) geltend, welche wir auf die umgewandelte Follikelwandung zurückführen dürfen. Während diese Verdickung bei S. democratica-mucronata die Grundlage für die gesammte Placenta bildet, liefert sie bei S. pinnata und den verwandten Formen nur einen verhältnissmässig kleinen Theil der Placenta, welcher sich nicht höher entwickelt, sondern in den späteren Stadien in seine Elemente auflöst, die dem Blutstrome der Mutter (oder des Embryos?) beigemischt werden. Es wird dieser Theil als blutbildende Knospe (bottone ematogene, Todaro) bezeichnet (Fig. 804 *B*, 805 *bk*).

Der Embryo füllt die Höhle des Brutsackes (Fig. 804 *f*) fast vollkommen aus. Er erscheint an einer Seite der inneren Brutsacklamelle angewachsen. Nach Salensky soll diese Seite der späteren hämalen Körperseite entsprechen, so dass schon in diesen Stadien eine Orientirung des Embryos möglich ist.

Die äussere Lamelle des Brutsackes (Fig. 804 *e* und *e'*) entstammt jener verdickten, durch den im Innern befindlichen Embryo vorgetriebenen Parthie des mütterlichen Athemhöhlenepithels, welche von Salensky als Epithelialhügel (vgl. oben pag. 1334) bezeichnet worden ist. Wir können an derselben bald zwei Parthien unterscheiden.

Die obere Hälfte (*e'*), welche den grössten Theil des Embryos bedeckt, besteht aus ziemlich kleinen, niedrigen Zellen, während die untere (*e*) aus hohen, cylindrischen Zellen zusammengesetzt erscheint. Dieselbe liefert später die Seitenwände der Placenta. Sie wurde als Membrana placentalis oder germoblastica (Todaro) bezeichnet.

Entsprechend der Scheidung der äusseren Brutsacklamelle in eine obere und untere Hälfte kann man eine gleiche Trennung an der inneren Brutsacklamelle, welche das umgewandelte Epithel des Oviducts und Follikels darstellt, unterscheiden. Von diesen verbindet sich die untere (Fig. 804 *B*, *d*) mit der Placentarmembran (*c*), mit welcher sie an dem Rande, welcher zu einem Randwulst verdickt erscheint, verwächst. Sie wird auf diese Weise zu dem Dache der Placenta (Fig. 805 *A*, *dp*) in dessen Mitte die blutbildende Knospe befestigt ist. Die Placenta stellt demzufolge ein Hohlgebilde dar, dessen Seitenwand (Placentarmembran Fig. 805 *A*, *mp*) von dem Epithelialhügel, dessen Dach (*dp*) von der inneren Brutsacklamelle geliefert ist. Die blutbildende Knospe (*bk*) hängt von dem Dache der Placenta in die Placentarhöhle hinein. Letztere ist von mütterlichen Bluträumen (*bl*) erfüllt. Salensky unterscheidet in derselben zwei mit einander communicirende Blutsinusse, von denen einer das Blut zuführt, während der andere das Blut ableitet. Zwischen beiden befindet sich ein dritter, in der Umgebung der blutbildenden Knospe gelegener Gefässraum (Fig. 804 *A*, *bl'*), dessen Beziehungen und Bedeutung unbekannt sind.

Die Placenta, deren Entstehung wir nun verfolgt haben, erscheint an der Basis eingeschnürt (Fig. 805), in ihrem oberen Theile dagegen erweitert; sie bildet auf diese Weise ein gestieltes Suppositorium, auf dessen oberer Fläche der Embryo aufruht. Später wird sie mehr sattelförmig, indem die zu den Seiten des Embryos gelegenen Parthien nach oben vorwachsen. Daher kommt es, dass dann an Horizontalschnitten (Fig. 806) durch den Embryo die Placenta (*p*) nur in dessen Seitentheilen getroffen erscheint. Wir werden sehen, dass wir über die eigentlichen Beziehungen des Embryos zur Placenta noch sehr im Unklaren sind.

Während auf diese Weise der primäre Brutsack wesentlichen Veränderungen unterliegt, wächst gleichzeitig von der Basis des Epithelialhügels eine Falte empor (Fig. 797 *B*, pag. 1338, Fig. 804 *fh*), welche die Placenta und den Embryo vollständig überwächst (Fig. 805 *f*) und so einen neuen, den secundären Brutsack liefert, eine Bildung, welche bei S. democratica-mucronata vollständig fehlt. Wir bezeichnen dieselbe als Faltenhülle. Dieselbe wächst nach oben in zwei Lappen aus, welche niemals mit einander verschmelzen, sondern eine langgestreckte Spalte zwischen sich frei lassen. Durch diese Oeffnung der Faltenhülle tritt der Embryo schliesslich aus derselben heraus. Die Gestalt der beiden Lappen ist bei den einzelnen Arten von charakteristischen Verschiedenheiten. Sie bilden bei S. africana-maxima einen halbkreisförmigen, längs der Medianlinie hinziehenden Kamm (quer durchschnitten in Fig. 808 *c*). Letzterer ist bei S. fusiformis rechteckig abgestutzt. Bei S. pinnata und punctata dagegen fehlt ein solcher Kamm.

Wir haben gesehen, dass es die unteren Theile des primären Brutsackes sind, welche in die Bildung der Placenta eingehen. Die obere Hälfte der äusseren und inneren Lamelle des primären Brutsackes bleibt daran unbetheiligt (vgl. Fig. 804 und 805). Ueber das spätere Schicksal dieser Parthien, welche den Embryo haubenförmig bedecken, sind wir noch durchaus im Unklaren. Nach Barrois (No. 87) und Todaro (No. 110) sollen sie abgestossen werden und einem Zerfalle anheimfallen. Nach Salensky (No. 104) dagegen sollen sie erhalten bleiben und eine innige Verbindung mit dem Embryo eingehen, an dessen Bildung sie weiterhin participiren. Die äussere Lamelle (Fig. 804 *c'*) des primären Brutsackes soll, insoweit sie nicht zur Bildung der Placentarmembran aufgebraucht wird, das Ectoderm des Embryos liefern (Fig. 805 *cc*), daher Salensky die obere aus flachen Zellen bestehende Hälfte der äusseren Brutsacklamelle als Ectodermkeim bezeichnet. Die innere Brutsacklamelle (Fig. 804 *fw*) dagegen, welche auf das umgewandelte Oviductepithel zurückzuführen ist, soll mit jenem Theile, der nicht auf die Bildung des Daches der Placenta verwendet wird, zum grössten Theile Mesodermgewebe des Embryos liefern (Fig. 805); doch sollen auch die Darmanlagen in dieser Schicht ihren Ursprung nehmen. Wir müssen gestehen, dass wir diesen Angaben sceptisch gegenüberstehen. Es würde dann der Embryo aus discreten Anlagen, welche verschiedenen Theilen des mütterlichen Körpers entstammen, zusammenwachsen. Das Athemhöhlenepithel der Mutter würde das Ectoderm des Embryos liefern, der Oviduct einen Theil des Mesoderms und die Darmanlagen, während der Rest den eingewanderten Follikelzellen entstammen würde (nach Salensky sollen die Blastomeren keinen Antheil an dem Aufbau des Embryos nehmen, vgl. oben pag. 1338). Wir sind geneigt, hier Irrthümer der Beobachtung oder der Deutung anzunehmen.

Es folgt nun in unserer Kenntniss der Entwicklung der hier zu behandelnden Salpenarten eine beträchtliche Lücke, welche die Entwicklung der Keimblätter[1]) und der ersten Organanlagen umfasst. Wenigstens ist es uns unmöglich, aus den bisherigen, äusserst fragmentarischen Angaben der Autoren über die genannten Stadien ein anschauliches Bild der in Rede stehenden Entwicklungsprocesse zu gewinnen, welches sich auch nur einigermassen mit den über Tunicatenentwicklung und über die Entwicklung anderer Thiere sonst bekannt gewordenen Thatsachen in Ueber-

[1]) Besonderes Gewicht bezüglich der Keimblätterbildung der Salpen ist auf ein von Barrois (No. 87) beobachtetes „Gastrulastadium" zu legen, welches eine von der unteren, der Placenta zugewendeten Seite des Embryos sich entwickelnde Einstülpung erkennen lässt.

einstimmung bringen liesse. Wir sind geneigt, die ebenerwähnten Ansichten Salensky's, welche uns zu gewagt erscheinen, als dass wir dieselben unserer Darstellung zu Grunde legen möchten, auf das Vorhandensein dieser empfindlichen Beobachtungslücke zurückzufüren.

In dem nächsten Stadium, mit welchem wir wieder einigermassen gesicherten Boden betreten (Fig. 805 *A*), finden wir bereits die wichtigsten Organanlagen zur Ausbildung gekommen. Dieses Stadium ist charakterisirt durch das Auftreten einer Höhle, welche wir nach ihren Beziehungen zu den Organanlagen (entsprechend dem für S. democratica-mucronata geschilderten Verhalten) als Leibeshöhle bezeichnen dürfen, und in welche die Organanlagen, die nur an der oberen Fläche des Embryos befestigt erscheinen, in der Form von Kolben hineinhängen. Nur die Pericardialanlage (*pc*) zeichnet sich durch das Vorhandensein einer zweiten unteren Verbindung aus.

Die erwähnte Höhle wird von Salensky als secundäre Follikularhöhle bezeichnet. Da nach diesem Autor nur ein Theil der inneren Organ-

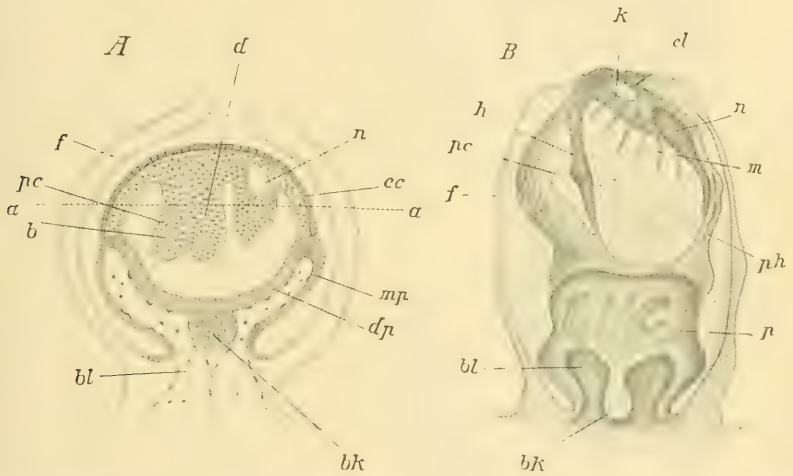


Fig. 805. Zwei Entwicklungsstadien von Salpa pinnata (nach Salensky). *A* Schematischer Medianschnitt eines jüngeren Stadiums, combinirt nach verschiedenen Abbildungen Salensky's.

B älteres Stadium.

b sog. Blastomeren, *bk* sog. Blutknospe, *bl* Bluträume der Placenta, *cl* Cloakenhöhle, *d* Darmanlage, *dp* Dach der Placenta, *ec* Ectoderm, *f* Faltenhülle, *h* Herzanlage, *k* Kieme, *m* Muskelreifen, *mp* Placentarmembran, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Placenta, *pc* Pericardanlage, *ph* Pharynxhöhle.

anlagen (Nervensystem und Pericardialanlage) von der inneren Embryonalzellmasse gebildet wird, die Körperwand des Embryos dagegen (sammt den Darmanlagen) auf die Wandung des primären Brutsackes zurückgeführt wird, so hat diese Höhle für Salensky ganz dieselben Beziehungen, wie die ursprüngliche Höhle des primären Brutsackes (*f* in Fig. 804). Letztere, von Salensky als primäre Follikularhöhle bezeichnet, soll in jenen wenig bekannten Stadien, welche den Uebergang zu dem vorliegenden Stadium vermitteln, vollständig verschwinden, um durch die an derselben Stelle erscheinende secundäre Follikularhöhle ersetzt zu werden.

Die Leibeshöhle (secundäre Follikularhöhle Salensky's) trennt die Organanlagen von der Körperwand. An letzterer können wir jetzt eine

äussere Schicht, das Ectoderm (Fig. 805 *A*, *ec*), und eine innere Schicht unterscheiden, deren Zellen dazu bestimmt sind, in die Leibeshöhle einzuwandern und dieselbe mit einem Mesenchym zu erfüllen. Wir werden in derselben daher einen Theil der Mesodermanlage erkennen dürfen.

Wenden wir uns, um über die Lagebeziehungen der Organanlagen Aufschluss zu erlangen, zu der Betrachtung von Horizontalschnitten (Fig. 806), so erkennen wir an denselben eine merkwürdige, kreuzförmige Configuration, an welcher die Darmanlage (*d*) den Querbalken des Kreuzes, die Nervenanlage (*n*) und Pericardialanlage (*pc*) den Längsbalken repräsentirt. Es ist ein für die in Rede stehenden Salpenformen charakteristisches Verhalten, dass die Darmanlage (*d*) ursprünglich hauptsächlich nach der queren Richtung ausgebildet erscheint. Gleichzeitig lässt sich erkennen, dass die Entwicklung der Darmanlage (des Pharynx) anfangs vorwiegend in den seitlichen Theilen der Anlage stattfindet, so dass wir von einer paarigen, in der medianen Region nur schwach zusammenhängenden Anlage des Pharynx sprechen können. Nach Salensky sollen die ersten erkennbaren Anlagen dieses Organsystems in vollständig getrennten paarigen Zellansammlungen gegeben sein, welche der Wand des primären Brutsackes (Wand des Follikels) angehören (?). In ähnlicher Weise kommt auch bei Salpa democratica-mucronata die Anlage der Athemhöhle in der Form paariger Hohlräume zur Entwicklung (vgl. oben pag. 1342). Wir können an der Darmanlage zwei Schichten unterscheiden: eine innere, aus hohen Cylinderzellen bestehende (Entoderm) und eine äussere sog. Darmdeckschicht (*d'*), in welcher noch einzelne grössere Blastomeren (Darmblastomeren *b* in Fig. 806 *A*) zu erkennen sind und welche wir vielleicht dem Mesoderm zurechnen dürfen.

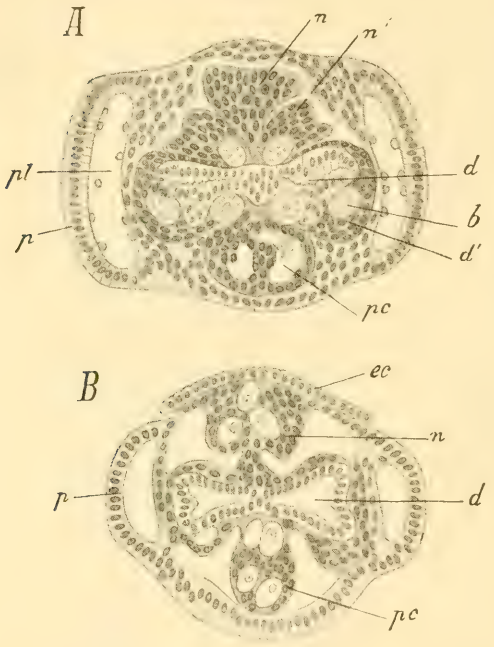


Fig. 806. Horizontalschnitte durch zwei Embryonen von Salpa pinnata, in der Richtung der Linie *a a* in Fig. 805 *A* (nach Salensky).

b sog. Blastomeren, *d* Darmanlage, *d'* Darmdeckschicht, *ec* Ectoderm, *n* mittlere Parthie der Nervenanlage, *n'* laterale Parthien der Nervenanlage, *p* seitliche Anschnitte der Placenta, *pc* Pericardialanlage, *pl* Bluträume der Placenta.

Die Anlage des Nervensystems hat anfangs im Horizontalschnitte eine merkwürdige dreilappige Gestalt (Fig. 806 *A*). In späteren Stadien erscheint sie einfacher. Todaro (No. 107) hat die paarigen Lappen (*n'*) dieser Anlage als „disco dorsale“ zusammengefasst und dem Meso-

derm zugerechnet. Er erblickt in ihnen eine provisorische, als Homologon der Chordaanlage aufzufassende Bildung. Die Pericardialanlage (*pc*) ist durch die regelmässige Anordnung der in derselben zu erkennenden Blastomeren, welche dieselbe paarweise in zwei Reihen durchziehen, ausgezeichnet. Sowohl die Pericardialanlage, als auch die Nervenanlage ragen in ihrem obersten Abschnitte ein wenig über die Oberfläche des Embryos vor (Pericardialvorsprung und Neuralvorsprung Fig. 807 *n'*). Zwischen beiden Vorsprüngen zieht sich in späteren Stadien eine dorsale Längsrinne hin. Die Bedeutung dieser Bildungen ist bisher nicht näher erkannt.

Der Embryo ist in diesen Stadien der Placenta flach kuchenförmig aufgewachsen (Fig. 805 *A*). Nur seine obere Fläche erscheint von der haubenförmigen Ectodermschicht (*ec*) bekleidet (vgl. Fig. 808 *ec*). Es ist nicht klar zu ersehen, in welcher Weise die basale Abgrenzung des Embryos gegenüber der Placenta zu Stande kommt. Im vorliegenden Stadium erscheint die Leibeshöhle von der Placentarhöhle nur durch jene Lamelle getrennt, welche wir oben als Dach der Placenta (*dp*) bezeichnet haben. Es erscheint aber nicht klar, inwieweit diese Lamelle sich an dem Aufbaue des Embryos betheiligt.

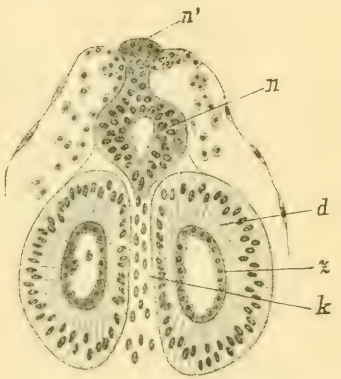


Fig. 807. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Salpa pinnata (nach Salensky).

d die beiden Cloakendivertikel der Darmanlage, *k* Anlage der Kieme, *n* Nervenanlage, *n'* sog. Nervenvorsprung, *z* Zellen im Inneren des Darmlumens.

Die weitere Entwicklung führt zu einem vollkommenen Verschwinden der primären Leibeshöhle, welche in der oben angegebenen Weise von einem Mesenchym (Fig. 809 *ms*) erfüllt wird, dessen Elemente nebst dem Bindegewebe auch den Blutkörperchen, den Körpermuskeln und dem Eläoblast den Ursprung geben. Mit dem weiteren Wachsthum des Embryos tritt vor Allem eine Zunahme nach der Längendimension zu Tage, wodurch der Embryo allmählich der definitiven Gestalt genähert wird, während anfangs die Ausdehnung nach der queren Richtung überwiegend war (vgl. Fig. 805 *B* und 811). Es steht dies besonders mit der Formveränderung und Ausgestaltung der Pharynxhöhle im Zusammenhange. Diese Anlage, welche man als aus zwei durch eine enge Querbrücke verbundenen Säcken bestehend betrachten kann, gewinnt vor Allem an Längenausdehnung. Die Substanzbrücke, welche zwischen den beiden nach oben reichenden Divertikeln der paarigen Athemhöhlenanlage (Fig. 807 *d*, Fig. 809 *cl*) erhalten bleibt, stellt die Anlage der Kieme (*k*) dar, welche, indem die erwähnten Divertikel über dieser Brücke sich vereinigen, von der Dorsalwand der Athemhöhlenanlage losgelöst wird.

Der als Cloakenraum zu betrachtende Theil der Athemhöhle würde nach den Angaben Salensky's demnach nicht aus einer selbstständigen Anlage hervorgehen, sondern durch Divertikelbildung von der Anlage der Pharynxhöhle aus entstehen. Dagegen hat Todaro (No. 113) angegeben, dass bei den Salpen der Cloakenraum vom Ectoderm aus selbstständig angelegt wird, und zwar mit Betheiligung zweier in auf-

einander folgenden Zeiten zur Entwicklung kommender Ectodermeinstülpungen. Es entwickelt sich zunächst an der Rückenseite hinter dem Gehirnbläschen eine Ectodermwucherung, welche sich zu einer Blase aushöhlt. Es ist dies die Anlage der primären Cloakenblase. Dieselbe legt sich seitlich an das Epithel der Athemhöhle (Pharynxraum) an, während sie in der medianen Parthie durch Mesenchymmassen von demselben getrennt bleibt. Die mediane Parthie wird zur späteren Kieme, und in den seitlichen Theilen vollzieht sich später der Durchbruch der beiden grossen Kiemenspalten. Erst nach vollendeter Ausbildung der Kieme entwickelt sich eine zweite Ectodermeinstülpung, unter deren Vermittlung die Oeffnung der Cloakenblase nach aussen (Egestionsöffnung) zu Stande kommt (vgl. über die Entwicklung des Cloakenraums bei S. democratica pag. 1342).

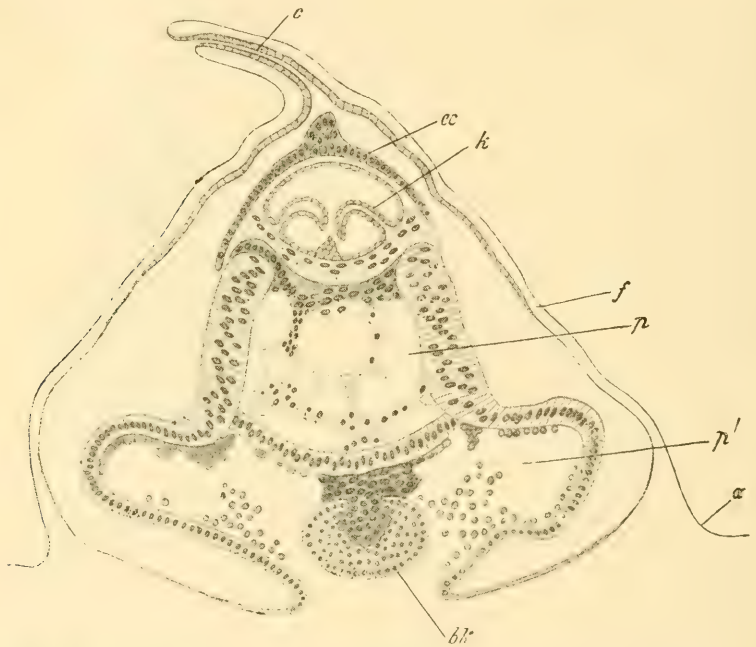


Fig. 808. Querschnitt durch einen Embryo von Salpa africana-maxima nach Salensky).

a Athemhöhlenepithel des Mutterthieres, *bk* blutbildende Knospe, *c* Kamm der Faltenhülle, *ec* Ectoderm des Embryos, *f* Faltenhülle, *k* paarige faltenförmige Kiemenanlage, *p* obere Höhle zwischen Placenta und Embryo, *p'* eigentliche Placentarhöhle.

Nach Salensky's Angaben sollen für die Entwicklung der Kieme bei den einzelnen Salpenarten beträchtliche Differenzen vorliegen. So soll bei S. africana und S. fusiformis die Kieme durch mediane Verwachsung zweier von den Seitenwänden der Athemhöhle sich erhebender Falten (Fig. 808 *k*) zur Ausbildung kommen. Unsere hierauf bezügliche Abbildung von S. africana dient gleichzeitig zur Illustration einiger anderer dieser Species zukommender Eigenthümlichkeiten. Wir sehen den senkrechten Kamm (*c*) der Faltenhülle (vgl. pag. 1350) im Querschnitte getroffen und bemerken, dass die Verbindung des Embryos mit der Placenta sich hier in anderer

Weise vollzieht, als bei S. pinnata, indem hier zwischen der Basis der Embryonalanlage und dem Dache der Placenta ein grosser Hohlraum (*p*) eingeschoben erscheint, dessen erste Entstehung und Bedeutung noch nicht völlig klar erkannt ist.

Nach Salensky soll die Anlage der Pharynxhöhle keine vollständig geschlossene sein, sondern in einem bestimmten Stadium in der Region der Dorsalseite einen Defekt aufweisen, durch welchen Mesenchymzellen in beträchtlicher Zahl in das Innere der Athemhöhle einwandern. Dieselben erfüllen das letztere zum Theil und legen sich der Darmwand von innen an, gehen jedoch später zu Grunde und werden resorbirt (*z* in Fig. 807).

Die Entwicklung des eigentlichen Darmkanals (als Aussackung der Pharynxwand), des Endostyls, sowie der Ingestions- und Egestionsöffnung scheint hier in gleicher Weise wie bei S. democratica-mucronata zu verlaufen (vgl. oben pag. 1346).

Die Anlage des Nervensystems (Fig. 805 *n*), welche wir oben (pag. 1352) in Gestalt eines anfangs im Querschnitte dreilappigen (Fig. 806 *A*, *n*, *n'*), später einfachen Zellstranges (Fig. 806 *B*, *n*) kennen gelernt haben, stellt in späteren Stadien eine schräg von hinten und oben nach vorne und abwärts verlaufende Zellmasse dar, in deren Innerem eine Höhle auftritt, welche vorne mit der Athemhöhle in Communication tritt (Fig. 809). Die der Ausmündungsstelle des Centralkanals zunächst gelegene Parthie stellt die Anlage der Flimmergrube (*f*), das nach hinten und oben gerichtete blinde Ende die Anlage des eigentlichen Ganglions (*n*) dar. Beide Abschnitte werden im Verlaufe der weiteren Entwicklung durch eine auftretende Einschnürung schärfer von einander abgesetzt. Gleichzeitig macht sich im Bereiche der Ganglionanlage eine Segmentirung des Centralkanals derart geltend, dass durch dieselbe — wie dies zuerst von Kowalevsky beobachtet wurde — ein Zerfall der Ganglionanlage in drei auf einander folgende Hirnblasen angedeutet erscheint, ein Verhalten, das in ähnlicher Weise bei S. democratica zu erkennen ist (vgl. oben pag. 1344). In späteren Stadien schnürt sich die Gehirnanlage von der Flimmergrube vollkommen ab. Beide Anlagen rücken nun aus

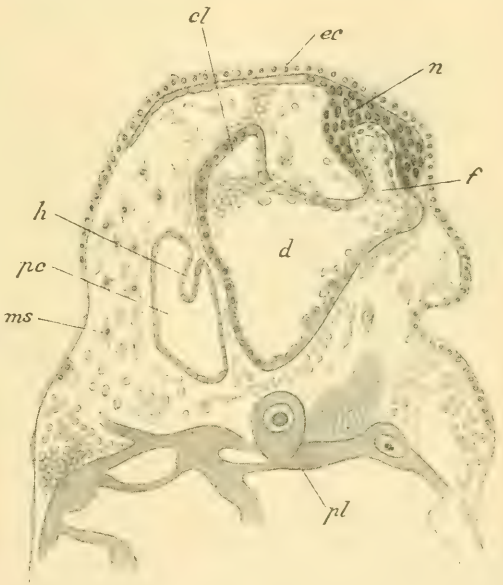


Fig. 809. Medianschnitt durch ein späteres Entwicklungsstadium von Salpa pinnata (nach Salensky).

cl Cloakendivertikel der Darmanlage, *d* Darmanlage (Anlage der Athemhöhle), *ec* Ectoderm, *f* Flimmergrube, *h* Herzanlage, *ms* Mesenchym, *n* Ganglion, *pc* Pericard, *pl* Gewebe der Placenta.

einander, scheinen jedoch durch zwei vom Gehirn nach vorne zur Flimmergrube verlaufende Nervenstränge in Verbindung zu bleiben. Die centrale Höhle der Gehirnanlage verschwindet, und das Innere des Ganglions erscheint sodann von Leydig'scher Punktsubstanz erfüllt. Ein gegen die Oberfläche gerichteter Fortsatz bringt die Augen zur Entwicklung, indem einzelne Zellen des Ganglions sich in lichtempfindende Elemente umwandeln, während andere Zellen der oberflächlichsten Lage sich mit Pigment erfüllen (vgl. oben pag. 1345). Das Detail der Entwicklung der paarigen, dem Gehirn anliegenden, zuerst von H. Mueller beobachteten Gehörbläschen, über deren Entwicklung Todaro (No. 107) berichtet, ist bisher nicht bekannt geworden. Die Flimmergrube nimmt durch Faltungen der Wand eine complicirtere, der ausgebildeten Form sich nähernde Gestalt an (Fig. 811 *B*, *fl*).

Die Pericardialanlage (Fig. 805, 806 *pc*), welche ursprünglich einen von oben nach unten verlaufenden Zellstrang darstellt, theilt sich in zwei parallel laufende Stränge (Fig. 810, 811 *A*), von denen der vordere, der Darmanlage genäherte als Pericardialanlage (*pc*) im engeren Sinne bezeichnet werden muss, während der hintere Zellstrang von Salensky als subpericardialer Strang (*x*, *sp* in Fig. 811 *A*) bezeichnet wurde. Letzterer löst sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung in seine Elemente auf, welche wahrscheinlich in Blutkörperchen umgewandelt werden. Die eigentliche Pericardialanlage, welche ursprünglich einen soliden Zellstrang darstellt, wird in einen Schlauch, den Pericardialsack, umgewandelt, indem die oberflächlich gelegenen Zellen sich zu einer epithelialen Wand aneinanderschliessen, während die im Inneren gelegenen Zellen sich lockern und — wie es scheint — zu Grunde gehen. Das Herz (Fig. 809 *h*) selbst wird auf gleiche Weise, wie wir dies für die übrigen Tunicaten beschrieben haben, als Einstülpung der Wand des Pericardialsackes (*pc*) angelegt. Das Lumen dieser Einstülpung wird dann zur Herzhöhle.

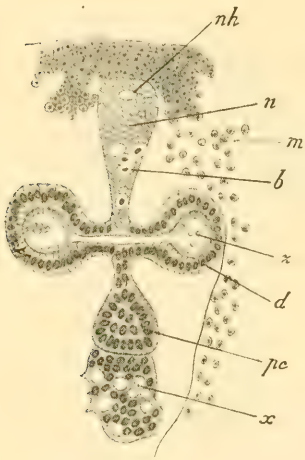


Fig. 810. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Salpa pinnata (nach Salensky).

b sog. Blastomeren in Rückbildung, *d* Darmanlage, *m* Mesenchymzellen, *n* Anlage des Nervensystems, *nk* Höhle in derselben, *pc* Pericardialanlage, *x* subpericardialer Zellstrang, *z* Zellen im Darmlumen.

Die Muskelreifen werden von den in der primären Leibeshöhle vorhandenen Mesenchymzellen angelegt. Ein Theil dieser letzteren ordnet sich an der Aussenfläche der Athemhöhlenwand zu einer Schicht (Muskelplatte) an, an welcher man frühzeitig dickere und dünnere Querzonen unterscheiden kann. Im Bereich dieser letzteren entstehen die bereits von Leuckart beobachteten fensterartigen Durchbrechungen (vgl. oben pag. 1346), durch welche die einzelnen Muskelreifen (Fig. 811 *m*) von einander getrennt werden. Die Entwicklung der Muskelschicht soll zuerst an der Dorsalseite des Körpers beginnen und von hier nach der Ventralseite zu fortschreiten. Es ist zu erwähnen, dass im Inneren der sich entwickelnden Muskelreifen eine Höhle auftritt, welche von Salensky

mit den Höhlungen in den Ursegmentplatten der Wirbelthiere (Ursegmenthöhlen) verglichen wurde.

Der Eläoblast (Fig. 811 *eb*) scheint aus Zellen des Mesenchyms hervorzugehen.

Die Entwicklung der übrigen Salpenarten mit Faltenhülle (S. africana, fusiformis, punctata) scheint im Wesentlichen auf gleiche Weise zu verlaufen, wie die von S. pinnata. Immerhin scheint aus den äusserst fragmentarischen Angaben über die Entwicklung dieser Formen (Barrois No. 87, Salensky No. 104) hervorzugehen, dass im Einzelnen ziemliche Abweichungen vorkommen. Wir müssen hier die Resultate weiterer Untersuchungen, welche gewiss lohnend sein dürften, abwarten.

Allgemeines über die Embryonalentwicklung der Salpen.

Wenn wir das wenig befriedigende Bild der Salpenentwicklung, wie wir es oben nach den bisherigen Angaben der Autoren darzustellen versuchten, überblicken, so müssen wir, da uns die Angaben über die Furchung, Keimblätterbildung und die erste Anlage der Organe fast

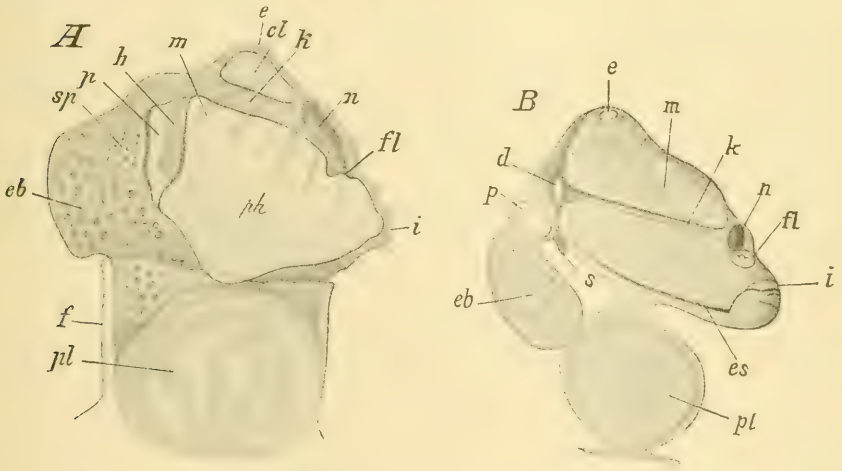


Fig. 811. Zwei ältere Embryonen von Salpa pinnata (nach Salensky). *cl* Cloake, *d* Darmanlage, *e* Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *es* Endostyl, *f* Faltenhülle, *fl* Flimmergrube, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Muskelreifen, *n* Nervensystem, *p* Pericardialsack, *ph* Pharynx, *pl* Placenta, *s* Stolo prolifer, *sp* subpericardialer Zellstrang.

vollständig im Stiche lassen, darauf verzichten, eine vollständige Parallele zwischen der Entwicklung der Salpen und der übrigen Tunicaten herzustellen. Es muss genügen, einige wichtigere der sichergestellten Punkte hervorzuheben.

Die Entwicklung ist hier, entsprechend der Ausbildung des Embryos im Inneren des mütterlichen Körpers eine directe. Wir haben einen ähnlichen Ausfall der Metamorphose unter den Ascidien bei den Molguliden beobachten können. Die Salpen repräsentiren insoferne eine höhere Ausbildungsstufe dieses Verhaltens, als hier der Embryo eine innige Verwachsung mit der Mutter eingeht und ein die Ernährung des Embryos vermittelndes Organ, die Placenta, zur Ausbildung kommt. Da wir die

Salpen mit einiger Wahrscheinlichkeit von festsitzenden, ascidienähnlichen Ahnenformen ableiten dürfen, so möchte man wohl versucht sein, die Fixirung des Salpenembryos an der Athemhöhlenwand des Mutterthieres auf jene ursprüngliche festsitzende Lebensweise zurückzubeziehen.

In Bezug auf den Bau des als Placenta bezeichneten Anheftungsorganes müssen wir — wie es scheint — zwei Typen unterscheiden. Bei S. democratica, welche den einen Typus repräsentirt, erscheint die Wand der Placenta hauptsächlich von dem Ectoderm des Embryos gebildet, während das Innere mit einem von Blutlacunen durchwühlten Gewebe (Follikelrest) erfüllt ist. Bei dem zweiten Typus dagegen (Formen mit Faltenhülle) persistirt der Follikelrest als sog. blutbildende Knospe. Er füllt hier das Innere der Placenta nicht vollkommen aus, da sich zwischen seiner Oberfläche und der Placentarwand grosse Blutlacunen ausdehnen. Das sog. Dach der Placenta soll hier der inneren Brutsacklamelle entstammen, während die Seitenwände der Placenta auf die äussere Wand des primären Brutsackes zurückzuführen sind. Während demnach bei S. democratica die Wand des primären Brutsackes frühzeitig zur Rückbildung kommt, persistirt dieselbe zum Theil bei den übrigen Salpen (S. pinnata u. s. w.) als Wand der Placenta. Möglicherweise entsprechen die beiden hier unterschiedenen Typen nur zeitlich verschiedenen Zuständen eines und desselben Bildungsmodus, indem bei S. democratica frühzeitig ein Zustand erreicht wird, welcher bei den Formen mit Faltenhülle vielleicht in den spätesten Stadien der Embryonalentwicklung kurz vor der vollständigen Rückbildung der Placenta auch zur Entwicklung kommt. Denn da die Placenta auch bei diesen Formen sich mit dem Embryo vom Mutterleibe loslöst und schliesslich als ein in die Mantelsubstanz des Embryos aufgenommener Rest zu erkennen ist, so dürfte sie schliesslich vielleicht auch hier, wie bei S. democratica, von dem Ectoderm des Embryos umwachsen werden.

Die Faltenhülle, welche bei S. democratica fehlt, werden wir als eine secundäre Neuerwerbung zum Schutze des Embryos betrachten dürfen. Auf gleiche Weise ist auch die Versenkung des Embryos in den Grund einer Genitalröhre, wie sie sich bei Salpa bicaudata findet, aufzufassen. Gegen das Ende der Embryonalentwicklung, wenn der Embryo bereits seiner definitiven Gestaltung sich nähert, tritt derselbe durch die erweiterte Oeffnung der Faltenhülle in die Athemhöhle der Mutter. Die Faltenhülle zieht sich dann immer mehr zurück (Fig. 811 *A*, *f*), sodass sie bald auch die Placenta freilässt. Letztere setzt sich in diesen Stadien (Fig. 811 *B*) immer deutlicher von dem Embryo ab, mit welchem sie schliesslich nur mehr durch einen engen Nabelstrang verbunden bleibt. Letzterer, welcher im Allgemeinen von geringer Ausdehnung ist, gewinnt bei S. scutigera eine ansehnliche Länge. Schliesslich, nachdem der Embryo bereits längere Zeit selbstständige Athembewegungen ausgeführt hat, löst sich derselbe sammt der ihm anhängenden Placenta von der Athemhöhlenwand der Mutter los, um durch die Egestionsöffnung der letzteren geboren zu werden. Ein Placentarrest und Reste der Faltenhülle bleiben an der Athemhöhlenwand als ein längere Zeit zu beobachtendes Corpus luteum erhalten. Die dem Embryo anhängende Placenta verkleinert sich allmählich, kann jedoch noch an ziemlich ausgebildeten jungen Salpen als ein in der Mantelsubstanz eingebettetes, der hinteren Hälfte des Endostyls anhaftendes, gestieltes Klümpchen erkannt werden.

Wir haben oben hervorgehoben, dass die Entwicklung der Salpen eine directe ist. Sie verläuft ohne Ausbildung jener für die Ascidienentwicklung charakteristischen, geschwänzten Larvenstadien. Hiermit steht in Zusammenhang das anscheinend vollständige Fehlen der Chorda dorsalis. Der vollständige Ausfall dieser provisorischen Bildung erscheint, wenngleich er durch die directe Entwicklung seine Erklärung findet, immerhin sehr bemerkenswerth, da er sich auf eine Organanlage bezieht, welche zu den typischen Merkmalen im Organisationsplane der Tunicaten gerechnet wird. Man wäre versucht zur Erklärung dieses Verhaltens anzunehmen, dass in den Tunicaten Chordonier vorliegen, welche sich nur wenig von etwaigen, chordalosen Urformen entfernt haben und bei denen in Folge dessen die Ausbildung der Chorda noch nicht genügend fixirt ist[1]).

Als ein Rudiment des Larvenschwanzes bei den Salpenembryonen wird von Salensky der Eläoblast betrachtet, jenes räthselhafte provisorische Organ (vgl. oben pag. 1346), welchem von Todaro (No. 107) wohl mit Unrecht eine so grosse Bedeutung für die Ausbildung des Stolo prolifer beigelegt wurde. Die Deutung dieses Gebildes als Rudiment des Larvenschwanzes erscheint durch den Vergleich mit den geschwänzten Doliolumembryonen einigermassen wahrscheinlich.

Von den Organanlagen haben wir zunächst die Ausbildung der Athemhöhle ins Auge zu fassen. Man unterscheidet an derselben gewöhnlich zwei durch die schräg verlaufende Kieme (Fig. 811 *k*) getrennte Räume, von denen der vorne und ventralwärts gelegene als Pharyngealraum (*ph*) der Athemhöhle der Ascidien gleichgesetzt wird, während der hinten und dorsalwärts von der Kieme gelegene Raum als Cloakenhöhle (*cl*) betrachtet wird. Die beiden weiten Oeffnungen, durch welche diese Räume zu beiden Seiten der Kieme mit einander in Verbindung stehen, werden als ausserordentlich erweiterte Kiemenspalten betrachtet. Man hat sich bei dieser Auffassung, welche durch den Vergleich mit den Verhältnissen der Kieme bei Doliolum gestützt wird, dies eine Paar von grossen, den Salpen zukommenden Kiemenspalten wohl durch Zusammenfliessen mehrerer kleiner entstanden gedacht. Dieser Auffassung steht die von Van Beneden und Julin (No. 10) gegenüber, denen zufolge auch bei den Ascidien nur ein Paar echter Kiemenspalten zur Entwicklung kommt, während die später sich ausbildenden zahlreichen Durchbrechungen der Kiemenwand Bildungen secundärer Natur (Branchialstigmen) darstellen (vgl. oben pag. 1292). Die Salpen würden demnach ebenso wie die Appendicularien in dem Vorhandensein eines einzigen Paares von Kiemenspalten einen sehr ursprünglichen Charakter aufweisen. Todaro (No. 113), welcher sich im Allgemeinen dieser Auffassung anschliesst, hat dieselbe dahin erweitert, dass er gewisse bewimperte Einstülpungen, welche sich an den Seiten der Kieme bei einigen Salpen (S. pinnata, bicaudata etc.), in Reihen angeordnet, vorfinden, für die Homologa der secundären Kiemenspalten der Ascidien (Branchialstigmen) erklärt. Für eine derartige Anschauungsweise scheinen uns nicht genügende Gründe vorzuliegen, da die erwähnten, bereits von Fol gekannten Einstülpungen auch secundäre, durch das Bedürfniss der Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche erzeugte Erwerbungen sein können. Wir haben auch oben darauf hingewiesen, dass die Ver-

[1]) Wir müssen aber im Auge behalten, dass der Salpenkörper zum grössten Theil dem praechordalen Abschnitt der Ascidienlarven entspricht.

hältnisse der Appendicularien wahrscheinlich nicht als ursprüngliche zu betrachten sind.

Wir müssen hier noch einiger Angaben über das Vorkommen eines echten Cöloms bei Salpenembryonen gedenken. Nach Brooks (No. 88) sollen die erweiterten paarigen Divertikel der Athemhöhlenanlage (vgl. pag. 1352) sich von der letzteren als selbstständige Cölomsäcke abtrennen. Indem in späteren Stadien die Wände dieser Säcke, während ihr Lumen verschwindet, sich aneinanderlegen, kommen Mesodermplatten zu Stande, aus denen die Muskelreifen hervorgehen. Aehnliche Angaben hat Todaro (No. 107) gemacht; nur lässt er die Cölomsäcke durch Spaltung in einer den Darm umgebenden, mesodermalen Zellschicht ihren Ursprung nehmen. Nach Salensky soll erst in den einzelnen, bereits gesonderten Muskelreifen je eine Höhlung auftreten, welche aber auch von diesem Autor mit dem Cölom der Wirbelthiere (mit den Höhlen in den Ursegmentplatten) in Vergleich gesetzt wurde (vgl. oben pag. 1356).

Was die Entwicklung des Pericardialsackes betrifft, so ist zu erwähnen, dass wir nach den Angaben Salensky's vielleicht seinen Ursprung auf das Mesoderm zurückzuführen im Stande sind, während bei den Ascidien der Ursprung desselben ein entodermaler sein soll (vgl. oben pag. 1294).

II. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Processe ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Theilungs- und Knospungsprocesse) finden sich bei den Tunicaten in weiter Verbreitung und führen vielfach zur Stockbildung. Wir müssen eingangs der Besprechung dieser Fortpflanzungsvorgänge darauf hinweisen, dass auch die Fähigkeit der Regeneration den Tunicaten in ausgedehntem Masse zukommt. So haben die Versuche von Loeb, welche von Mingazzini fortgesetzt wurden, gezeigt, dass solitäre Ascidien (Ciona intestinalis) im Stande sind, ganze Körpertheile neu zu bilden. Beispielsweise wird das Centralnervensystem, welches durch Operation entfernt wurde, durch Regeneration ersetzt. Aehnliche Regenerationsvorgänge scheinen gelegentlich normaler Weise vorzukommen. Ein derartiger Fall wurde von Della Valle (No. 70) an den Colonien von Diazona violacea beobachtet. Kommen diese Colonien unter ungünstige Existenzbedingungen, so wird die vordere Körperparthie (der Kiemensack nebst den anderen Organen) der Individuen rückgebildet. Man findet dann an dieser Stelle eine Ansammlung gelblich gefärbter, mit Nährmaterial erfüllter Mesodermzellen. Die Organe der hinteren Körperhälfte (die Darmschlinge und das Herz) dagegen sind nicht von dem Zerfalle ergriffen. Werden die Existenzbedingungen wieder günstigere, so kann von dieser hinteren Körperhälfte aus die Regeneration der vorderen erfolgen. Ja, es kann sogar mit dieser Regeneration eine Vermehrung der Individuen durch Theilung verbunden sein. Der gelbe Körper wird dann gelappt und zerfällt durch Einschnürung in mehrere Theilstücke, von denen sich jedes zu einer neuen Ascidie entwickelt. Das Genauere dieser interessanten Umwandlungsvorgänge ist allerdings bisher nicht bekannt geworden.

Das Vorkommen so weitgehender Regenerationsprocesse und die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tunicaten erscheint auf den ersten Blick erstaunlich, wenn wir die verhältnissmässig complicirte Organisation dieser Thiere und ihre nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Wirbelthieren in Rücksicht ziehen. Wir werden uns aber daran erinnern müssen, dass auch bei den Anneliden und den

Echinodermen die gleichen Fähigkeiten vorhanden sind, Gruppen die nach der Höhe der Organisation sich mit den Tunicaten mindestens vergleichen lassen.

1. Sociale und zusammengesetzte Ascidien.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dieser Gruppen wird gewöhnlich als Knospung bezeichnet. In der Familie der Aplididae dagegen vollzieht sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Segmentation des Postabdomens. Wir müssen daher diese Art der Fortpflanzung streng genommen als Quertheilung bezeichnen und von der Knospung trennen.

A. Fortpflanzung durch Quertheilung.

Es ist dies jene Art der Fortpflanzung, welche von Giard (No. 57) als „bourgeonnement ovarien" bezeichnet wurde und welche durch die Untersuchungen von Kowalevsky (No. 61) an Amaroecium proliferum genauer bekannt geworden ist.

Die Larven von Amaroecium schwärmen im Mittelmeer — wie wir durch Maurice und Schulgin (No. 39) wissen — im Winter aus. Nach ihrer Festsetzung pflanzen sie sich durch Quertheilung fort und es folgt nun durch den ganzen Sommer hindurch eine Reihe von Generationen, die sich ausschliesslich auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzen und auf diese Weise die Colonie vergrössern. Erst die jüngsten, dicht vor Beginn des Winters gebildeten Individuen pflanzen sich nicht weiter auf ungeschlechtliche Weise fort, sondern bringen Geschlechtsproducte hervor. Die älteren, ungeschlechtlichen Individuen der Colonie sterben ab und die aus ihrem Zerfall hervorgegangenen Ueberreste werden — wie Maurice (No. 40) an Fragaroides beobachtete — von den als Phagocyten functionirenden Mantelzellen aufgenommen und verdaut (vgl. oben pag. 1285).

Kowalevsky hat die ungeschlechtliche Fortpflanzung an den aus der Larve hervorgegangenen Primärindividuen der Colonie studirt. Man beobachtet an denselben (Fig. 814 *A*) die drei Körperabschnitte: Thorax (*a*), Abdomen (*b*) und Postabdomen (*c*). Das Postabdomen ist der verlängerte hinterste Körperabschnitt, in welchem bei den hermaphroditischen Individuen die Geschlechtsorgane zur Ausbildung kommen (daher die Bezeichnung: „bourgeonnement ovarien"). An einem Querschnitt (Fig. 812) durch das Postabdomen jener zur ungeschlechtlichen Vermehrung sich anschickenden Individuen erkennt man unter dem Ectoderm Längsmuskelbündel (*m*) eingelagert in eine umfangreiche Schicht von Mesodermzellen (*ms*), welche mit Reservenahrungsstoffen angefüllt erscheinen. Die primäre Leibeshöhle (*b*, *b'*), welche sich nach oben in die Leibeshöhle des Thorax und Abdomens fortsetzt, erscheint durch eine quere Scheidewand (*s*) in eine dorsale (*b*) und ventrale Hälfte (*b'*) geschieden. Die Scheidewand selbst ist hohl und ist nichts Anderes als ein flaches Divertikel des Kiemendarmes, welches aus dem letzteren dicht hinter dem Hinterende des Endostyls zwischen diesem und dem Oesophaguseingang entspringt, durch das ganze Postabdomen nach hinten verläuft und nahe dem hinteren Ende desselben blind endigt. Hier liegt das Herz des Thieres (Fig. 814 *A*, *h*), welches halbmondförmig um das Hinterende des eben erwähnten Entodermfortsatzes herumgekrümmt erscheint. Dies Entodermdivertikel ist identisch mit jenem Schlauche, welcher von Van Beneden und Julin (No. 10) bei Clavellina als Epicardialrohr be-

zeichnet worden ist (vgl. oben pag. 1300 Fig. 760 *C ep*). Es ist ferner das offenbare Homologon des Entoderm- oder Endostylfortsatzes im Stolo prolifer der Salpen und Pyrosomen. Nur die Lagebeziehungen des Herzens unterscheiden dies sogenannte Epicardialrohr bei den Aplididae wesentlich von dem bei den erwähnten übrigen Formen. Die genaueren anatomischen Verhältnisse dieses Schlauches sind von Maurice (No. 40) bei Fragaroides festgestellt worden. Das Epicardialrohr ist an seinem vordersten Ende gegabelt. Die beiden Aeste dieser Gabel sind von Van Beneden und Julin als Epicardialtuben (tubes épicardiques) von dem hinteren ungetheilten Abschnitte (sac épicardique) unterschieden worden (vgl. oben pag. 1295). Die beiden Epicardialtuben entspringen zu beiden Seiten der Medianlinie hinter dem Hinterende des Endostyls aus dem Kiemendarme. Auch das Hinterende des Epicardialschlauches ist nach Maurice gegabelt (Fig. 813 *A* und *D ep*). Es reitet auf dem halbmondförmig gekrümmten Pericardialsäckchen (*p*). Während bei Clavellina das Epicardialrohr in nähere Beziehungen zum Herzen tritt (vgl. oben pag. 1295), indem es den dorsalen Abschluss des Herzens vervollständigt, ist dies nach Maurice bei den Aplididae nicht der Fall. Das Herzrohr (*h*) stellt hier eine Einstülpung der Aussenwand des U-förmig gekrümmten Pericardialsäckchens dar (*h* in Fig. 813 *C* und *D*).

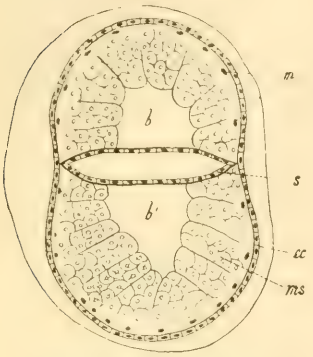


Fig. 812. Querschnitt durch das Postabdomen von Amaroecium (nach Kowalevsky).

b oberer, *b'* unterer Blutsinus, *cc* Ectoderm, *m* Muskelfasern im Querschnitt, *ms* Mesodermzellen, *s* Scheidewand (Epicardialrohr).

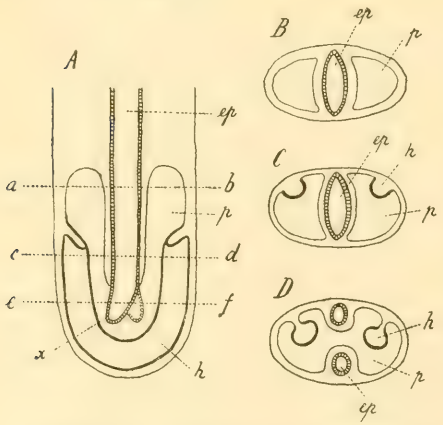


Fig. 813. Schema der Verhältnisse des hintersten Endes des Postabdomens von Fragaroides (nach Maurice).

A Seitenansicht, *B* Querschnitt auf der Höhe der Linie *a b*, *C* Querschnitt auf der Höhe der Linie *c d*, *D* Querschnitt auf der Höhe der Linie *e f*.

ep Epicardialsack, *h* Herz, *p* Pericardialsack, *x* gegabeltes Ende des Epicardialsackes.

Es muss hier erwähnt werden, dass die paarigen Einmündungsstellen der beiden Epicardialtuben nur an den Larven und an ganz jungen ungeschlechtlich erzeugten Individuen zu erkennen sind. An den ausgewachsenen Ascidien konnte Kowalevsky dieselben nicht beobachten und auch Maurice hat neuerdings bestätigt, dass die beiden Epicardialtuben zwar dicht an die Wand des Kiemendarmes heranrücken, dass aber eine directe Communication hier nicht mehr vorhanden zu sein scheint.

Durch den Epicardialsack wird die Leibeshöhle des Postabdomens bei den Aplididae in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getheilt (vgl. oben pag. 1361 und Fig. 812 *b*, *b'*). Jede dieser Hälften ist von einem Blutstrom durchflossen, welcher aber in der dor-

salen Hälfte entgegengesetzte Richtung einnimmt, als in der ventralen Hälfte, da ja in der einen Hälfte das Blut zum Herzen, in der anderen vom Herzen zum Körper strömt. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in dem Stolo prolifer der übrigen Tunicaten, z. B. der Clavellinen (vgl. oben pag. 1296). Auch hier ist ein dorsaler und ein ventraler entgegengesetzt gerichteter Blutstrom in dem Stolo durch den quer ausgebreiteten Epicardialsack getrennt (vgl. Fig. 816 bei *x*). Der Querschnitt durch den Stolo prolifer von Clavellina stimmt überhaupt mit dem Querschnitt durch das Postabdomen der Aplididae ausserordentlich überein. Ein wichtiger Unterschied ist aber in der Lage des Herzens zu erkennen. Das Herz liegt bei den Aplididae (Fig. 813, 814) am hintersten, distalen Ende des Postabdomens. Das Postabdomen enthält demnach wichtige Organe des mütterlichen Organismus (Herz und Geschlechtsorgane). Bei den Clavellinen ist das Pericardialsäckchen und das Herz an die Ursprungsstelle des Stolo prolifer verlegt (vgl. Fig. 760 *C* pag. 1300). Es liegt an dem proximalen Ende des Epicardialsackes, und zwar an der ventralen Seite desselben, sodass die Epicardiallamelle (wie wir oben pag. 1295 gezeigt haben) zur Vervollständigung des dorsalen Abschlusses des Herzens herbeigezogen werden kann. Der Stolo prolifer der Clavellinen enthält keine wichtigeren Organe des mütterlichen Körpers. Er ist ein ausschliesslich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gewidmeter Körperfortsatz. In gleicher Weise verhält sich der Stolo prolifer der übrigen Tunicaten (Salpen, Pyrosomen etc.). Wir könnten uns den Stolo prolifer aus dem Postabdomen der Aplididae hervorgegangen denken, wenn wir annehmen wollten, dass die Geschlechtsorgane und das Herz sich an das proximale Ende des Postabdomens zurückgezogen haben, worauf sich das Postabdomen ausschliesslich der Function der ungeschlechtlichen Fortpflanzung widmete. Eine solche Annahme würde die merkwürdigen Unterschiede, welche die Lage des Herzens erkennen lässt, befriedigend erklären. Während bei den Clavellinen das Herz an der Ventralseite des Epicardialsackes gelegen ist, finden wir es bei den Pyrosomen an der Dorsalseite des sogenannten Endostylfortsatzes (Fig. 840 *hz*, pag. 1390). Wenn wir nun annehmen, dass in beiden Gruppen das Herz ursprünglich, wie bei den Aplididae an dem distalen Stoloende gelagert war, so ist es leicht vorstellbar, dass es bei den Clavellinidae eine secundäre Verlagerung nach der ventralen, bei den Pyrosomen dagegen nach der dorsalen Seite erfahren habe.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen würden wir allerdings eher die Ansicht begründen können, dass die Lageveränderung des Herzens die Folge eines seitlichen Herumrückens ist. Das Herz liegt dort ursprünglich an der rechten Seite des Entodermfortsatzes und rückt erst später an die Dorsalseite desselben (Seeliger). Vgl. pag. 1397.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Aplididae (durch Segmentirung des Postabdomens) und die stoloniale Knospung, wie wir sie z. B. bei den Clavellinen finden, sehr nahe mit einander verwandt sind. Giard (No. 57) hat bereits darauf hingewiesen, dass das langgestreckte, zum Theil horizontal auf der Unterlage hinkriechende, sich verästelnde Postabdomen mancher Aplididae (z. B. Circinalium) dem Stolo der Clavellinen ausserordentlich ähnlich wird. Beide Fortpflanzungsarten sind demnach durch Uebergänge unter einander verbunden.

Der Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung an dem Postabdomen von Amaroecium zeigt sich in einer Verlängerung und in einer Ab-

schnürung desselben von seinem Ansatzpunkte. Das Herz pulsirt noch fort, nachdem die Abtrennung des Postabdomens von dem Abdomen sich bereits vollzogen hat. Bald darauf zerfällt das Postabdomen (Fig. 814 *B*) durch Quertheilung in eine wechselnde Anzahl von Theilstücken, von denen jedes sich zu einer jungen Ascidie entwickelt. Der erste Beginn der Entwicklung ist gegeben in einer Erweiterung des proximalen Endes (*K*) des in jedem Segment gelegenen Entodermschlauches (Segment des Epicardialsackes). Die proximale Erweiterung stellt die Anlage des gesammten Darmkanales des jungen Thieres dar. Der nicht erweiterte Theil des Entodermschlauches wird zum Epicardialrohr des jungen Individuums. Nun wird das im distalen Segmente verbliebene Herz des Mutterthieres rückgebildet. Etwas ältere Colonien (Fig. 815) zeigen eine veränderte Gestalt. Die jungen Theilstücke, welche ursprünglich in einer Reihe hinter einander gelagert waren, zeigen die Tendenz neben das Mutterindividuum nach oben zu rücken. Die ganze Colonie wird dadurch breiter und kürzer. Das Mutterindividuum beginnt nun durch Regeneration ein neues Herz und Postabdomen auszubilden (Fig. 815 *A*, *a*). Die Tochterindividuen erscheinen an unserer Figur in der Entwicklung ungleichmässig fortgeschritten. Während eines (*b*) bereits die fast vollendete Organisation der ausgebildeten Ascidie erkennen lässt, zeigen die drei anderen allerdings bereits die Anlagen der einzelnen Theile des Körpers, aber in noch weniger entwickeltem Zustande. Alle diese jungen Individuen zeigen noch ein verhältnissmässig kurzes Postabdomen. Erst später (Fig. 815 *B*) wächst dasselbe länger aus, wodurch es schliesslich dem Postabdomen des Mutterthieres vor Beginn der ungeschlechtlichen Vermehrung immer ähnlicher wird. Der Vorderkörper der jungen Individuen ist ganz nach oben gerückt. Die Ingestions- und

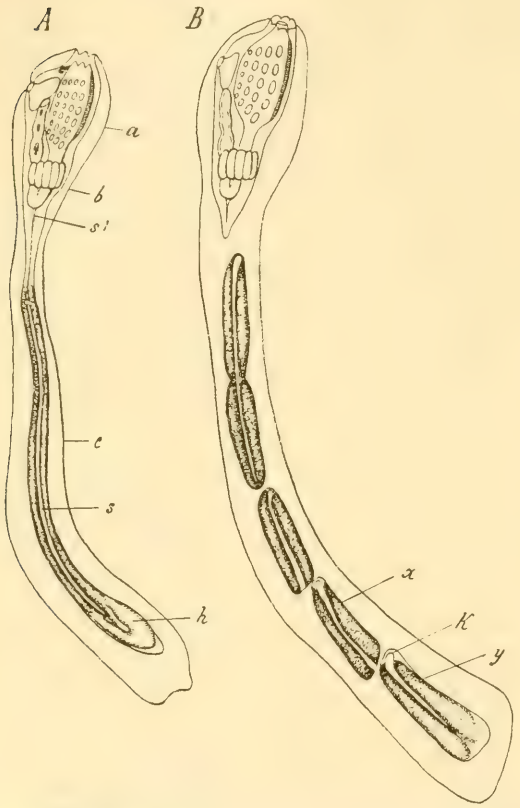


Fig. 814. *A* Junges Amaroecium vor Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

B Amaroecium mit segmentirtem Postabdomen (nach Kowalevsky).

a Thorax, *b* Abdomen, *c* Postabdomen, *h* Herz, *s* Scheidewand, *s'* vorderer Theil der Scheidewand, *x*, *y* abgetrennte Theilstücke des Postabdomens, *k* vorderes, aufgetriebenes Ende der Scheidewand in dem hinteren Theilstück.

Egestionsöffnungen sind zum Durchbruche gekommen. Nun finden an den so entstandenen Tochterindividuen neue Quertheilungsvorgänge statt u. s. f.

Die erste Anlage des jungen Thieres erscheint demnach hier gegeben in einem durch quere Einschnürung abgetrennten Theilstück des Postabdomens, welches sich durch Regenerationsvorgänge zu einem neuen Individuum zu ergänzen im Stande ist. Ueber das Genauere der damit verbundenen Entwicklungsvorgänge vgl. unten pag. 1377.

Ob wir thatsächlich in der Segmentirung des Postabdomens der Aplididae eine ursprünglichere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung erkennen dürfen, von welcher sich die stoloniale Knospung der übrigen Tunicaten herleitet, muss noch als zweifelhaft erscheinen. Es ist auch möglich, dass die Quertheilung der Aplididae sich von der stolonialen Knospung herleitet. Ein Vergleich mit den Verhältnissen der Entwicklung der Pyrosomen muss nach dieser Richtung zur Vorsicht mahnen. Wir würden auf den ersten Blick geneigt sein, die Entstehung der vier ersten Ascidiozooide an dem Pyrosomenembryo als Quertheilung zu bezeichnen (vgl. oben pag. 1319, Fig. 780). Eine genauere Betrachtung zeigt aber, dass die spätere Längsaxe der Ascidiozooide senkrecht steht zur Längsaxe des Stolo prolifer. Es geht hieraus hervor, dass die Entstehung der vier ersten Ascidiozooide auch als stoloniale Knospung betrachtet werden muss, welche sich in nichts Wesentlichem von der Knospung der später entstehenden Ascidiozooide unterscheidet (vgl. nach dieser Hinsicht die genauere Schilderung pag. 1325 und 1390).

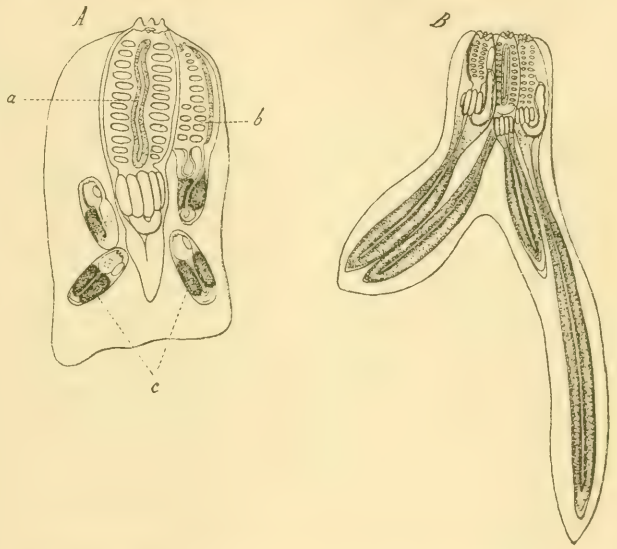


Fig. 815. Zwei junge Colonien von Amaroecium (nach Kowalevsky).
A jüngeres, *B* älteres Stadium.
a Mutterthier, *b* eine etwas weiter ausgebildete Knospe, *c* jüngere Knospen.

B. Stoloniale Knospung.

Die typische Form der stolonialen Knospung findet sich bei den sogenannten socialen Ascidien, bei Clavellina und Perophora. Die einzelnen Individuen entsenden hier einen sich vielfach verästelnden, kriechenden Stolo prolifer (Fig. 816), an dessen Enden die Knospen als keulenförmige Anschwellungen auftreten. Der Bau des Stolos ist dem des Postabdomens der Aplididae sehr ähnlich. Auch hier finden wir —

wie bereits oben bemerkt — den im Stolo verlaufenden Blutraum (primäre Leibeshöhle) durch den querverbreiterten Epicardialsack (*s*) in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getrennt, in denen der Blutstrom in entgegengesetzter Richtung circulirt. Da die quere Scheidewand nicht vollständig bis an das distale Ende des Stolos heranreicht (bei *x*), so communiciren daselbst der dorsale und ventrale Blutsinus mit einander, und hier findet die Umbiegung des Blutstromes aus der einen in die entgegengesetzte Richtung statt.

Die Knospen erscheinen hier ursprünglich als zweischichtige Blasen (*kn*). Die äussere Schicht dieser Blase, das Ectoderm der Knospe, geht in das Ectoderm des Stolo und des Mutterthieres continuirlich über. Die innere Schicht, das Entoderm, entsteht, wie dies Kowalevsky (No. 60) für Perophora zuerst nachwies, als Divertikel von der Stoloscheidewand (Epicardialsack) aus, mit welcher sie noch lange Zeit verbunden bleibt. Zwischen Entoderm und Ectoderm erscheint die primäre Leibeshöhle der Knospe mit Mesenchymzellen erfüllt. Wir werden weiter unten im Anschlusse an Kowalevsky (No. 60 und 61), Seeliger (No. 66) und Van Beneden und Julin (No. 10) genauer auszuführen haben, in welcher Weise die weitere Entwicklung der Knospe stattfindet. Hier sei nur erwähnt, dass bei den Clavellinen, auch im ausgebildeten Zustande der Zusammenhang der Knospe mit dem Stolo und durch diesen mit den übrigen Individuen der Colonie meist erhalten bleibt.

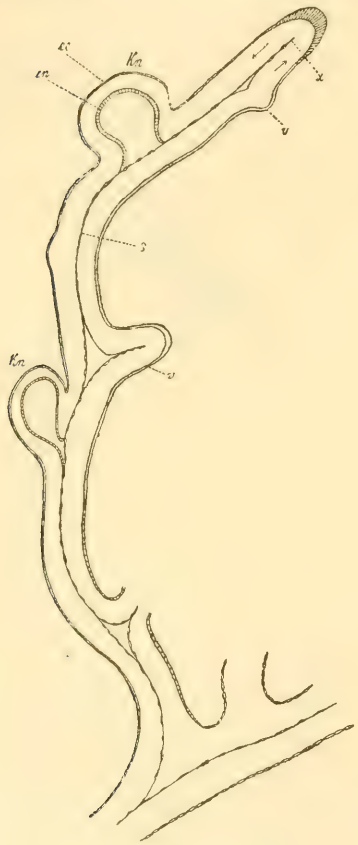


Fig. 816. Stück des Stolo prolifer von Perophora (nach Kowalevsky).

ec Ectoderm der Knospe, *en* Entoderm der Knospe, *kn* Knospen, *s* Stoloscheidewand (Epicardiallamelle), *v* entstehende Stoloverästelungen.

Nicht alle Wurzelausläufer der Clavellinen scheinen befähigt, Knospen zu produciren. Manche Verästelungen scheinen bloss zur Anheftung oder wohl auch als Blutreservoire (Seeliger) zu dienen. Letztere entbehren dann auch eines in sie hinein sich erstreckenden Epicardialfortsatzes. Wir müssen diese sterilen Körperfortsätze, die den sog. Mantelgefässen zu vergleichen sind, und die Verästelungen des wirklichen Stolo prolifer scharf auseinander halten.

Unter den sogenannten Synascidien schliesst sich die Familie der Distomidae dem hier geschilderten Knospungstypus an, indem auch bei diesen Formen das Entodermsäckchen der Knospe sich von einem dem hinteren Ende des Endostyls entspringenden Endostylfortsatz abschnürt. Dagegen scheint bei den Botrylliden, Didemniden und Diplosomiden die Knospung nach einem anderen Typus abzulaufen.

Die Familie der **Distomidae** erscheint dadurch ausgezeichnet, dass die Knospen sich schon sehr frühzeitig von dem Stolo prolifer abtrennen. Man findet sie dann in dem gemeinsamen Cellulosemantel zwischen den einzelnen Individuen zerstreut, als kleine, rundliche, im Inneren mit einem Hohlraum versehene Körperchen. In einzelnen Fällen scheint hier ein längerer Stolo prolifer vorzukommen, so bei Colella pedunculata, bei welcher Herdmann beobachtete, dass jedes Individuum der gestielten Colonie einen Körperfortsatz (offenbar den Stolo prolifer) in den Stiel der Colonie hinabsendet. Hier entstehen dann die jungen, sich ablösenden Knospen, welche in dem Maasse, als sie sich weiter entwickeln, in der gemeinsamen Mantelsubstanz nach oben rücken. Bei einer anderen hierher gehörigen Form, welche Kowalevsky als Didemnum styliferum beschrieb, welche aber nach Della Valle (No. 68) zu Distaplia gehört, entstehen, wie Kowalevsky vermuthete, die kleinen, frühzeitig selbstständig werdenden Knospen an einem nach hinten gerichteten Körperfortsatz, welcher offenbar als Stolo prolifer betrachtet werden muss. Aehnlich verhalten sich nach Lahille (No. 38) die Individuen von Distaplia magnilarva, während Della Valle (No. 68) die entsprechenden Körperfortsätze nur als blosse Mantelgefässe in Anspruch nahm. Was die Familie der Distomidae besonders charakterisirt, das ist die frühzeitige Abschnürung von kleinen Knospen in der noch frei umherschwärmenden Larve (Fig. 817). Die grossen Larven von Distaplia magnilarva, in denen nach Della Valle bereits während des Umherschwärmens die Organisation der fertigen Ascidie fast vollkommen erreicht wird, zeigen an entsprechender Stelle einen kurzen Stolo prolifer (*st*), von welchem kleine, durch Theilung sich vermehrende Knospen (*k*, *k'*) abgeschnürt werden.

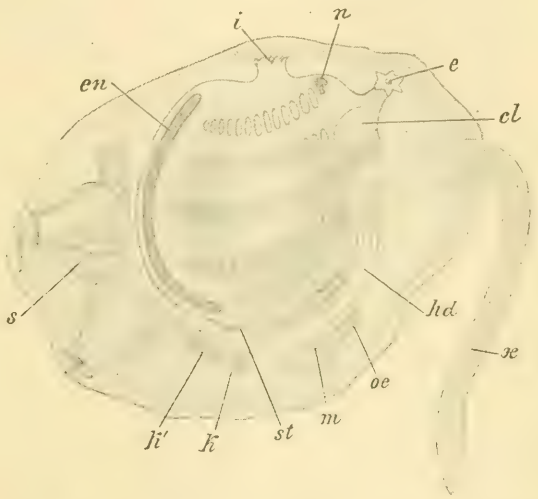


Fig. 817. Frei umherschwimmende Larve von Distaplia (nach Della Valle).

cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *hd* Hinterdarm, *i* Ingestionsöffnung, *k* abgelöste Knospe, *k'* Knospe in Theilung begriffen, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *s* Anheftungsorgane, *st* Stolo, *x* Larvenschwanz.

C. Palleale Knospung der Botrylliden.

Auch in der Familie der **Botryllidae** zeigen die Knospen frühzeitig eine gewisse Selbstständigkeit, indem das in ihnen befindliche Entodermsäckchen sich von dem Mutterthiere abtrennt und der Zusammenhang zwischen Knospe und Mutterthier später nur mehr durch einen hohlen,

stielförmigen, ectodermalen Fortsatz aufrecht erhalten wird. Hier sollen die Knospen nicht von einem an der oben bezeichneten Stelle entspringenden Stolo erzeugt werden, sondern als einfache Auswüchse der Körperwand an den Seiten des Kiemensackes ihren Ursprung nehmen. Die Angaben von Della Valle stimmen diesbezüglich mit den älteren Angaben von Metschnikoff, Ganin, Krohn, Giard und Anderen überein und sind erst neuerdings von Hjort (No. 59) und Oka (No. 64a) bestätigt worden. Es ist dies jener Knospungstypus, welcher von Giard (No. 57) als „bourgeonnement palléal" bezeichnet wurde. Meist findet sich nur eine Knospe an einer Seite des Körpers und zwar ungefähr auf der Höhe des oberen Drittels des Kiemensackes. Gelegentlich kommen jedoch auch zwei Knospen, eine rechts und eine links, zur Beobachtung. Die erste Anlage der Knospe soll nach Della Valle, Hjort und Oka, welche die betreffenden Mittheilungen Metschnikoff's bestätigen, in einer zweischichtigen Ausstülpung der Körperwand bestehen. Die äussere Schicht wird von dem Ectoderm gebildet; die innere Schicht dagegen, aus welcher das Entodermsäckchen der Knospe hervorgeht, soll einer Ausstülpung der Wand des Peribranchialsackes des Mutterthieres seinen Ursprung verdanken.

Man glaubte früher (M. Sars, Kölliker u. A.), dass die Botryllus-larven schon im umherschwärmenden Zustande zu knospen beginnen und hielt acht Fortsätze, welche das Vorderende der Larve im Kreise umgeben, für die Anlagen von ebenso vielen Knospen. Es sollte auf diese Weise der erste Cyclus von Individuen mit gemeinsamer Cloake angelegt werden. Spätere Untersuchungen von Metschnikoff (No. 41), Krohn (No. 62 und 63) und Ganin (No. 55) haben ergeben, dass es sich hier nur um sog. Mantelgefässe handelt, welche irrthümlich als Knospen in Anspruch genommen waren. Die Knospung beginnt erst nach erfolgter Festsetzung, und zwar wird zunächst eine einzige Knospe erzeugt. Während diese heranwächst, geht das Primärindividuum der Colonie zu Grunde. Das Tochterindividuum producirt hierauf zwei Knospen, eine an der rechten und eine an der linken Seite seines Körpers. Diese beiden Individuen der Enkelgeneration wachsen heran, während das Individuum, von welchem sie entstammen, abstirbt. Indem sich dieser Process an der Enkelgeneration wiederholt, entsteht eine aus vier Individuen (der 4. Generation) bestehende Colonie. Die vier Individuen ordnen sich in der Weise an, dass sie ihre Cloakenöffnungen einander zukehren. Es ist auf diese Weise der Anfang zu einer Vereinigung der Individuen um eine gemeinsame Cloake gegeben (Krohn, No. 63). Diese jungen tetrazoiden Colonien zeigen eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den jüngsten Pyrosomencolonien. Die später durch Knospung entstehenden Individuen erscheinen, da sie stets seitlich von den Mutterindividuen abgegeben werden, in den Zwischenräumen zwischen den Mutterindividuen intercalirt. Sie können bereits frühzeitig wieder zu weiterer Knospung sich anschicken. Die Tochterindividuen liegen anfangs etwas abseits und rücken erst später an die gemeinsame Cloake heran. Es kann hierdurch zur Ausbildung von Systemen mit zwei concentrischen Cyclen kommen, von denen der innere die Mutterindividuen, der äussere die Tochterindividuen enthält. Während die letzteren an die gemeinsame Cloake heranrücken, gehen die Individuen des inneren Cyclus zu Grunde (Jourdain). Die gemeinsame Cloake ist nichts Anderes als eine grübchenförmige Einsenkung der äusseren Oberfläche des gemeinsamen Cellulosemantels. Ganz ebenso verhält sich die gemeinsame Cloake bei den Pyrosomen. (Vgl. pag. 1324.)

Die Erzeugung neuer circulärer Systeme bei den Botrylliden geht in der Weise vor sich, dass eine unter den erzeugten Knospen eines Cyclus nicht an die gemeinsame Cloake heranrückt, sondern sich von derselben abwendet. Indem dieses Individuum sich durch Knospung weiter vermehrt, wird es zum Begründer eines neuen Cyclus.

D. Knospung der Didemnidae und Diplosomidae.

Sehr eigenthümliche Verhältnisse der Knospung finden sich in den Familien der **Didemnidae** und **Diplosomidae**. Da hier die Knospe bis zur vollständigen Ausbildung mit dem Mutterthiere vereinigt bleibt, so kommt es zur Entwicklung von merkwürdigen Doppelindividuen, welche frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher erregt haben. Da überdiess in der Familie der Diplosomidae die erste Knospung bereits während des Larvenlebens stattfindet, so entwickeln sich hier freischwimmende, noch geschwänzte Larven, in denen man zwei wohlentwickelte Kiemensäcke beobachtet. Bei genauerer Betrachtung ist es nicht schwer, den Kiemensack der Larve, von dem der Knospe zu unterscheiden. Man erkennt nämlich an dem Gehirn des einen Individuums die larvalen Sinnesorgane, während dieselben an der Knospe fehlen.

Die Art der Knospung in den besprochenen Familien entspricht jenem Typus, welchen Giard (No. 57) als „bourgeonnement pylorique" unterschieden hat. Nach den Angaben der Autoren, welche sich mit dieser Knospungsart beschäftigt haben (Gegenbaur, Ganin No. 55, Della Valle No. 68 u. A.), soll das neugebildete Individuum hier durch die Concreszenz zweier ursprünglich gesonderter Knospen (Fig. 819) entstehen, von denen die eine (Thoraxknospe *k'*) den Kiemenkorb mit den adnexen Organen, die Peribranchialsäcke, die Cloake sowie Anfang- und Endstück des Darmkanals zur Entwicklung bringt, während die andere (Abdominalknospe *k*) die Darmschleife, die Geschlechtsorgane und das Herz entwickelt. Die erste Anlage der Abdominalknospe (Fig. 819 *A*, *k*) findet sich in einer Ausstülpung des Oesophagus des Mutterthieres; die Thoraxknospe (*k'*) dagegen liegt tiefer unten in der Höhe des Magens an der rechten Seite des Körpers und soll (nach Della Valle) aus einer einfachen Ausstülpung der Körperwand (bestehend aus Ectoderm und der parietalen Lage der Wand des Peribranchialsackes) hervorgehen, also in ähnlicher Weise entstehen, wie dies oben (pag. 1368) für die Knospen der Botrylliden angegeben wurde. Neuerdings hat nun Jourdain (No. 64) die Mittheilung gemacht, dass die beiden Knospen (Thorax- und Abdominalknospe) durch Theilung aus einer ursprünglich einfachen Knospe hervorgehen und dass die Verbindung zwischen beiden Hälften auch später erhalten bleibt. Hierüber ist aber bisher noch nichts Ausführlicheres bekannt geworden. Giard (No. 58) glaubt, dass die erste Anlage der Knospe auch hier auf das Epicardialrohr zurückzuführen sei.

Die Abdominalknospe (Fig. 819 *A*, *k*) ist also zunächst scheinbar eine Ausstülpung des Oesophagus des mütterlichen Individuums, welche sich jedoch bald schärfer sondert (Fig. 818 *A* und *B*), sodass sie dann einen nur mit dem vorderen Ende mit dem Oesophagus zusammenhängenden Blindschlauch (Fig. 818 *C*) bildet, welcher sich einkrümmt und sehr bald als Anlage einer neuen Darmschlinge zu erkennen ist, an der die einzelnen Parthien (Oesophagus, Magen, Intestinum) zur Differenzirung kommen. Der Oesophagus der neugebildeten Darmschlinge hängt mit dem Oesophagus des Mutterthieres (*oe*) zusammen. Der End-

darm der Knospe legt sich an den Enddarm des Mutterthieres an (Fig. 819 *B*, *b*) und tritt mit demselben in Communication. Das Mutterthier besitzt nun zwei vollkommen ausgebildete und durchgängige Darmschleifen. Es ist noch nicht ganz klar, wie sich das Herz und die Geschlechtsanlagen der Knospe ausbilden; doch glaubt Della Valle,

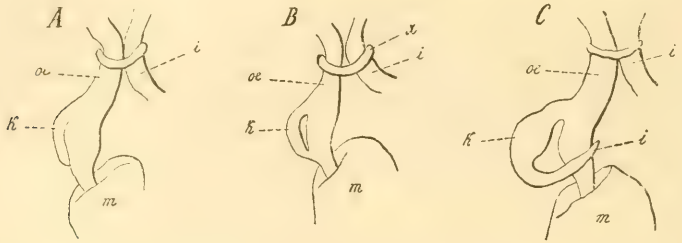


Fig. 818. Drei Entwicklungsstadien der ösophagealen Knospe von Trididemnum (nach Della Valle).

i Intestinum, *i'* Intestinum der Knospe, *k* Knospe, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* einschnürender Ectodermring.

dass sich die letzteren vielleicht direct von den Geschlechtsanlagen des Mutterthieres absondern.

Gleichzeitig kommt auch die Thoraxknospe (Fig. 819 *A*, *k'*) zur vollständigen Entwicklung (Fig. 819 *B*). Es ist nicht möglich, hier auf die ziemlich ungenügenden Angaben über die Art der Ausbildung der Organe in dieser Knospe ausführlich einzugehen. Es sei nur erwähnt, dass sich zu den Seiten der centralen Darmhöhle Peribranchialsäcke entwickeln, dass Kiemenspalten zum Durchbruch kommen, dass das Ganglion, die Cloake, die Egestions- und Ingestionsöffnung angelegt werden. Es zeigt sich auch, dass ein Oesophagusrohr und ein kurzes Rectum angelegt werden. Das Oesophagusrohr (Fig. 819 *B*, *a'*) tritt nun mit dem Oesophagus (*oe*) des Mutterthieres in Verbindung und zwar nahe an der Stelle, an welcher auch das Oesophagusrohr (*a*) der Abdominalknospe einmündet. Es erscheinen dann an diesem einen Punkte drei

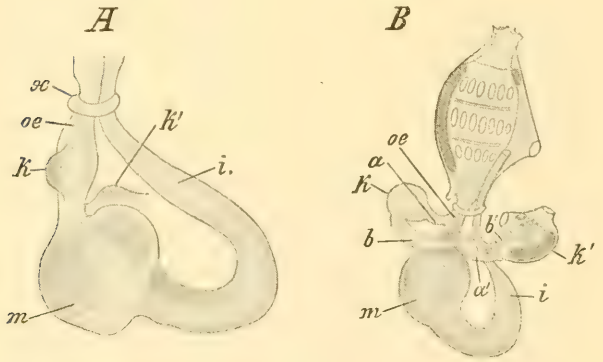


Fig. 819. Knospung bei Trididemnum (nach Della Valle).

A Darmschlinge des Mutterindividuums mit der Anlage der sog. ösophagealen (*k*) und der peritonealen Knospe (*k'*).

B Individuum mit späteren Ausbildungszuständen beider Knospen.

a Oesophagusanlage der Knospe *k*, *a'* Oesophagusanlage der Knospe *k'*, *b* Intestinumanlage der Knospe *k*, *b'* Intestinumanlage der Knospe *k'*, *i* Intestinum des Mutterthieres, *k* sog. ösophageale Knospe, *k'* sog. peritoneale Knospe, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* einschnürender Ectodermring.

Oesophagusrohre mit einander verbunden, der Oesophagus des Mutterthieres, der der Abdominalknospe und der der Thoraxknospe. Die gleichen Verhältnisse finden an dem Rectum statt, indem die kurze Rectumanlage der Thoraxknospe (*b'*) in das Rectum des Mutterthieres (*i*) an jener Stelle einmündet, an welcher auch das Rectum der Abdominalknospe (*b*) sich inserirt. Wenn nun der Oesophagus der Thoraxknospe mit dem der Abdominalknospe sich näher verbindet und das Gleiche an den Rectumanlagen eintritt, so erscheint der Organismus des Tochterindividuums einheitlich verbunden. Es geht aber auch aus der genannten Bildungsweise hervor, dass der Oesophagus des Tochterindividuums noch längere Zeit mit dem Oesophagus des Mutterindividuums communicirt und dass eine gleiche Verbindung zwischen dem Rectum beider Individuen sich findet (Fig. 820).

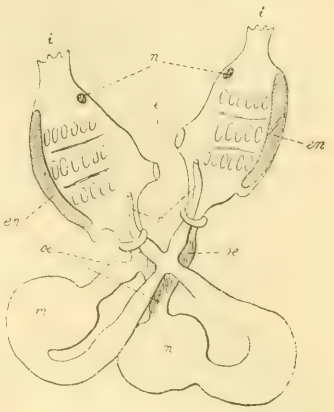


Fig. 820. Spätes Stadium der Knospung von Tridemnum (nach Della Valle). Die vollständig herangewachsene Knospe steht mit dem Mutterthiere noch in Verbindung.

e Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *r* Rectum.

Nicht immer kommen die Thoraxknospe und die Abdominalknospe gleichmässig zur Entwicklung. Es kommt vor, dass bloss die Abdominalknospe zur Ausbildung kommt. Dies führt zur Entwicklung einer Doppelmissbildung, welche aus einem Kiemenkorbe mit zwei vollständig ausgebildeten Darmschleifen besteht (Fig. 821 *B*). Im weiteren Verlaufe kann dann der Darm des Mutterthieres rückgebildet werden. Durch diesen als Verjüngung bezeichneten Vorgang (Della Valle) kommt ein Individuum zu Stande, dessen vordere Körperhälfte dem Mutterthiere angehört, während die hintere Körperhälfte neugebildet ist (vgl. auch die Mittheilung von Oka, No. 64 *b*). Die gleichen Vorgänge können sich in entsprechender Weise an der vorderen Körperparthie wiederholen, wenn

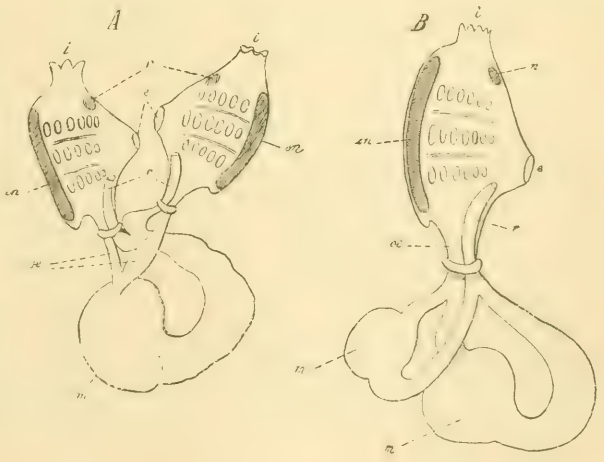


Fig. 821. Entstehung von Doppelmissbildungen durch Entwicklung einer Knospenhälfte bei Tridemnum (nach Della Valle, vereinfacht).

A Zwei Kiemenkörbe an einer Darmschlinge.

B Zwei Darmschlingen an einem Kiemenkorb.

e Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *r* Rectum.

die Thoraxknospe allein zur Ausbildung kommt (Fig. 821 *A*). Die Processe werden vielfach noch dadurch complicirt, dass während der Entwicklung der Knospe an derselben bereits die Anlagen einer durch Knospung erzeugten Enkelgeneration zu erkennen sind. Es kommt auf diese Weise zu merkwürdigen Combinationen verschiedener in der Mehrzahl vorhandener Körperhälften.

Während der Knospungsprocess und die damit verbundene Erzeugung von Doppelindividuen in der Familie der Diplosomidae bereits in der freischwimmenden Larve beginnt, ist dieses bei den echten Didemniden nicht der Fall.

Würden die Angaben von Jourdain nicht vorliegen, so möchte man wohl versucht sein, den merkwürdigen Knospungsvorgang der Didemnidae und Diplosomidae theoretisch auf eine Längstheilung des Mutterindividuums zurückzuführen.

E. Entwicklung der Organe in den ungeschlechtlich erzeugten Individuen.

In Bezug auf die innere Ausbildung der Knospe liegen uns die Mittheilungen von Metschnikoff (No. 41), Ganin (No. 55), Kowalevsky (No. 60 und 61), Giard (No. 57), Della Valle (No. 68), Seeliger (No. 66), Van Beneden und Julin (No. 10), Hjort (No. 59), Oka (No. 64a) u. A. vor. Wir werden unsere Schilderung hauptsächlich auf die grundlegenden Arbeiten Kowalevsky's stützen müssen, welche hinsichtlich der Entwicklung des Nervensystems und des Pericardialsäckchens durch Van Beneden und Julin ihre Ergänzung gefunden haben[1]).

Die Knospe ist ursprünglich ein aus zwei, resp. drei Körperschichten bestehendes Hohlgebilde (Fig. 816 *kn*). Die äussere Schicht ist das Ectoderm (*ec*), welches mit dem Ectoderm des Stolo in continuirlichem Zusammenhange steht. Die innere Schicht, das Entoderm (*en*), umschliesst die primäre Darmhöhle der Knospe, welche bei den Clavellinen und Distomiden in Gestalt eines Divertikels des Epicardialsackes (entodermale Stoloscheidewand) ihren Ursprung genommen hat. Der Zusammenhang zwischen dem Entodermsäckchen der Knospe und dem Epicardialsack bleibt bei den socialen Ascidien (Clavellina und Perophora) sehr lange, oft sogar zeitlebens erhalten. Jene stielförmige Communication, welche das Entodermsäckchen der Knospe mit der Stoloscheidewand in Verbindung setzt, stellt nach Van Beneden und Julin die Anlage des Epicardialsackes und des Pericardialsäckchens des knospenden Individuums dar. Zwischen dem Ectoderm und Entoderm der Knospe dehnt sich die primäre Leibeshöhle aus, in welche frühzeitig Mesodermelemente einwandern, welche die erste Anlage des Mesoderms der Knospe darstellen. In vielen Fällen (besonders bei den Knospen der Distomidae und Botryllidae) kann man auch schon ausserordentlich frühzeitig die Genitalanlage erkennen.

Dies ist bei den uns als Paradigma dienenden Knospen von Distaplia (Kowalevsky's Didemnium styliferum) der Fall (Fig. 822), welche als freie, von Stolo abgetrennte Körper in der Cellulosesubstanz der Colonie zerstreut vorgefunden werden. Man kann in dem Genitalstrang (*g*) der jüngsten dieser Knospen stets mehrere junge Eizellen

[1]) Die Mittheilungen von Hjort und Oka, welche erst nach Abschluss unseres Manuscriptes erschienen, konnten hier nicht mehr eingehender berücksichtigt werden.

erkennen. Diese Knospen haben aber die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren (Fig. 822 *B*), wobei die jungen Eizellen in der Weise vertheilt werden, dass auf jedes Theilstück eine Eizelle kommt. Kowalevsky ist daher geneigt, diese erstgebildeten Knospen als abgeschnürte Stolonen zu betrachten, deren Theilstücke erst die eigentlichen Knospen darstellen. Neuerdings hat sich Lahille dieser Auffassung angeschlossen.

Die wichtigsten Umwandlungen, durch welche die Knospe in die junge Ascidie übergeführt wird, gehen von dem Entodermsäckchen aus. Dieses vergrössert sich und wird durch zwei von vorn nach hinten fortschreitende Einfaltungen gelappt (Fig. 823 *A*). Hierdurch wird der Zerfall des Entodermsäckchens in drei Parthien eingeleitet, von denen die mittlere als Anlage des Kiemendarmes (Pharynx) bezeichnet werden muss, während die beiden lateralen Säckchen die Anlagen der Peribranchialsäcke darstellen. Die Peribranchialsäcke sind demnach in der Knospe von Distaplia entschieden entodermalen Ursprungs. Die Angaben sämmtlicher Autoren stimmen in dieser Hinsicht vollkommen unter einander überein. Die Peribranchialsäcke umwachsen das mittlere Säckchen seitlich. Sie schieben dabei je einen Zipfel gegen die dorsale Mittellinie vor (Fig. 823 *B*). Indem diese Zipfel gegen einander wachsen und sich mit einander vereinigen, wird die unpaare Cloakenhöhle (Fig. 824 *cl*) gebildet. Inzwischen haben die beiden Peribranchialsäckchen ihre Verbindung mit dem mittleren Hohlraum bereits vollständig eingebüsst.

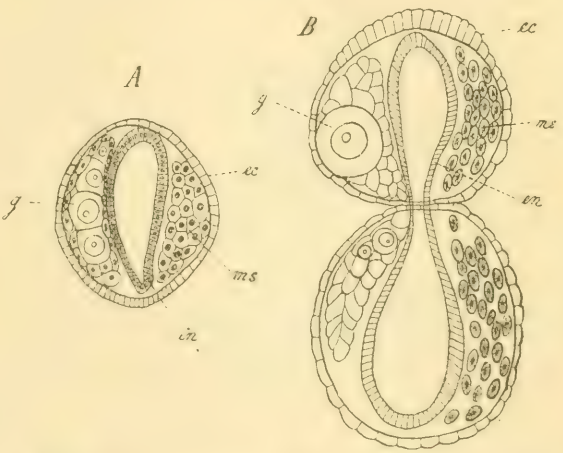


Fig. 822. *A* jüngeres, *B* älteres Entwicklungsstadium von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky). *B* in Zweitheilung.

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *ms* Mesoderm.

Ein etwas anderer Modus der Abfaltung findet sich nach Kowalevsky bei Perophora. Hier stehen die beiden lateralen Falten von Anfang an derartig unter einander in Verbindung, dass gleichzeitig mit der Abtrennung der Peribranchialsäcke auch ein medianes Verbindungsstück (die Cloakenhöhle) von dem Darmsäckchen abgetrennt wird. In ähnlicher Weise hat Seeliger für Clavellina angegeben, dass zunächst von dem Darmsäckchen, an dessen Dorsalseite ein unpaares Säckchen sich abschnürt, welches als Cloake persistirt und, indem es den Kiemendarm seitlich umwächst, die Peribranchialsäcke bildet. Ebenso beschreibt neuerdings Hjort (No. 59), dass bei den Knospen von Botryllus sich eine einheitliche, sattelförmige Blase von dem inneren Säckchen der Knospe abschnürt, aus welcher der Cloakenraum und die Peribranchialsäcke hervorgehen.

Gleichzeitig mit der Abfaltung der Peribranchialsäcke wächst von dem hinteren Ende des Entodermsäckchens ein unpaarer Blindsack aus

(Fig. 823 *A*, *d*), welcher sich bald nach der linken Seite krümmt und auf diese Weise zur Anlage der Darmschleife wird (Fig. 823 *B*, *d*), an der man später die einzelnen Abschnitte (Oesophagus, Magen und Intestinum) deutlicher unterscheiden kann. Ein von der Pylorusregion entspringendes Divertikel (*dr*) entwickelt sich zur Anlage der sog. darmumspinnenden Drüse (vgl. Fig. 824). Das blinde Ende des Enddarms legt sich an die Cloakenwand an, um mit der letzteren zu verlöthen und schliesslich an dieser Stelle durchzubrechen (Fig. 824 *ed*).

Inzwischen ist auch das Centralnervensystem zur Anlage gekommen. Man bemerkt dasselbe in der Gestalt eines länglichen Rohres (Fig. 823, 824 *n*), welches sich nach hinten in einen soliden Strang fortsetzt. Letzterer entspricht offenbar dem von Van Beneden und Julin beobachteten visceralen Zellstrang (cordon ganglionnaire viscéral). Hinsichtlich der ersten Entstehung des Neuralrohres herrscht unter den bisherigen Angaben keine Uebereinstimmung. Nach Kowalevsky sollte dasselbe

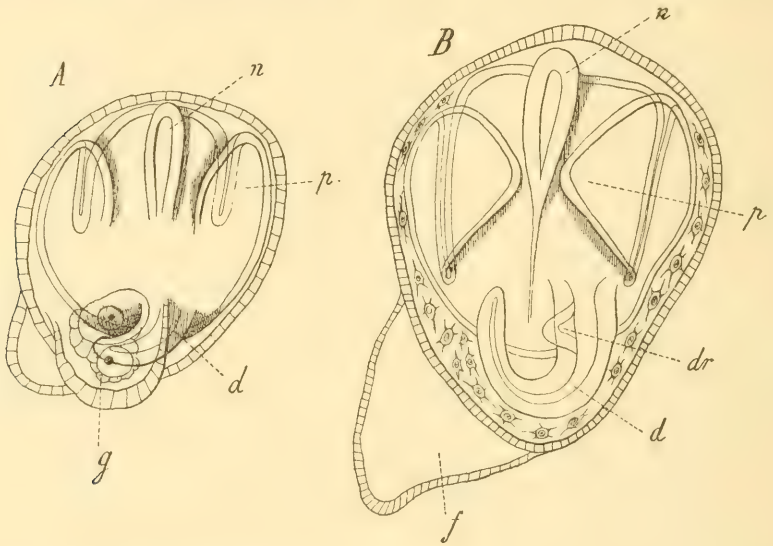


Fig. 823. Zwei Entwicklungsstadien der Knospen von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky).

A jüngeres, *B* älteres Stadium.

d Darmkanal, *dr* darmumspinnende Drüse, *f* Anlage des Stolofortsatzes, *g* Geschlechtsanlagen, *n* Nervenrohr, *p* Peribranchialsäcke.

entodermalen Ursprungs sein und durch eine Rinnenbildung aus der Wand des Kiemendarmes hervorgehen. In ähnlicher Weise schildert auch Hjort (No. 59) die Entstehung des Nervensystems in den Botryllusknospen. Dagegen war Seeliger geneigt, für dasselbe mesodermalen Ursprung für wahrscheinlich zu halten. Die Beobachtungen von Van Beneden und Julin an den Knospen von Clavellina dagegen lassen den ectodermalen Ursprung des Neuralrohres voraussetzen. Das Neuralrohr ist in den frühen Stadien dem Ectoderm dicht angelagert und in dem Bereiche seiner strangförmigen hinteren Fortsetzung erscheint die Grenze zwischen dem Ectoderm und Nervensystem vollständig verwischt (vgl. Fig. 825 *D*—*F*, *n*).

Die Anlage der Genitalorgane zeigt sich dorsalwärts von der Darmschlinge dicht unter dem dorsalen Nervenstrang gelagert (Fig. 825 *E*, *g*, Fig. 824 *g*). Die streng mediane Lagerung dieser Anlage ist besonders deutlich an den Knospen von Clavellina zu erkennen, wo dieselbe erst in späteren Stadien auftritt. Der erste Beginn dieser Bildung ist anscheinend in einem Haufen dicht gedrängter Mesenchymzellen gegeben, in welchem jedoch bald eine Höhle, die primäre Genitalhöhle, bemerkbar wird, um welche die Zellen der Anlage sich epithelartig gruppiren. Ueber die weitere Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane aus dieser ursprünglich einheitlichen Anlage siehe oben pag. 1303.

Von Wichtigkeit sind die Beobachtungen Van Beneden und Julin's über die Verhältnisse des Pericardialsäckchens und des Epicardialrohres. Wir schildern nach den genannten Autoren zunächst die Verhältnisse an einer weiter entwickelten Knospe und zwar an der Hand einer Querschnittserie. Der letzte Schnitt dieser Serie (Fig. 825 *F*) zeigt die hintere Umbiegungsstelle der Darmschleife (*i*) und die ventralwärts von derselben quer sich ausdehnende Scheidewand des Stolos (*st*). Es zeigt sich in Verfolgung der weiter nach vorn gelagerten Schnitte, dass dieselbe direct mit dem Pericardialsäckchen in Zusammenhang steht (Fig. 825 *D*, *pc*). Das Herz (*h*) ist auch hier durch Einstülpung der Wand des Pericardialsackes (*pc*) entstanden. Ein weiter nach vorn gelagerter Schnitt (Fig. 825 *D*) zeigt das doppelte oder gegabelte Ende des Epicardialschlauches (*ep*) der Knospe, welches jederseits dem Pericardialsäckchen dicht anliegt. Wir können nun, während das Pericardialsäckchen immer kleiner wird (Fig. 825 *C*, *pc*) und schliesslich verschwindet (Fig. 825 *B*), das Epicardialrohr (*ep*) bis zur Stelle seiner paarigen weiten Einmündung (Fig. 825 *A*) in den Pharynx (Kiemendarm) nach vorn verfolgen. Mit anderen Worten: von dem Kiemendarme entspringt ventralwärts von der Oesophagusmündung mit paariger Oeffnung das Epicardial-

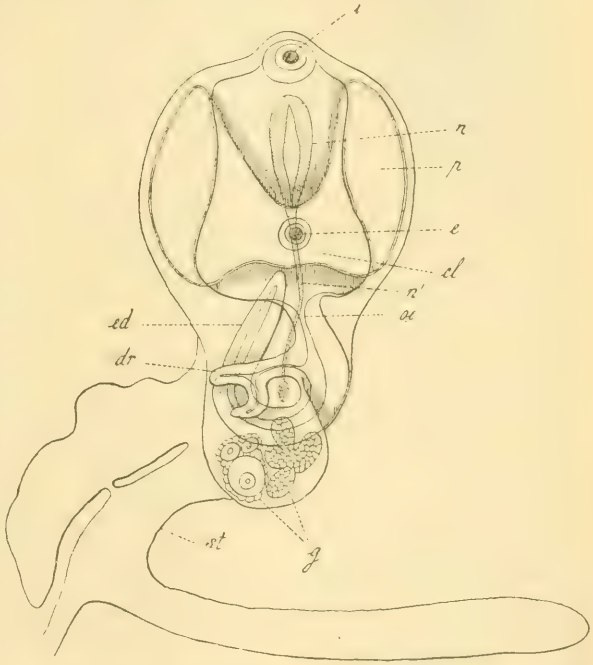


Fig. 824. Dorsalansicht eines späteren Entwicklungsstadiums einer Knospe von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky).

cl Cloake, *dr* darmumspinnende Drüse, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *g* Geschlechtsorgane, *i* Ingestionsöffnung, *n* Nervensystem, *n'* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäcke, *st* Stoloausläufer.

rohr, welches nach unten sich ausdehnt und mit seinem gegabelten blinden Ende dem Pericardialsäckchen anliegt. Letzteres setzt sich direct in die Stoloscheidewand fort. Querschnittserien durch jüngere Knospen lassen nun erkennen, dass an jener Stelle, an welcher das gegabelte Ende des Epicardialsackes das Pericardialsäckchen berührt (Fig. 825 *D*), eine Durchbrechung vorhanden ist, sodass der Epicardialsack der Knospe mit dem Pericardialraum in Communication steht. Es geht hieraus hervor, dass die Stoloscheidewand, der Pericardialsack und das Epicardialrohr der Knospe nur differenzirte Theile eines und desselben Höhlensystemes darstellen, wenngleich die Verhältnisse in der Knospe nach Van Beneden und Julin andere sind, als wir sie oben für die Larve geschildert haben (vgl. pag. 1294 ff.).

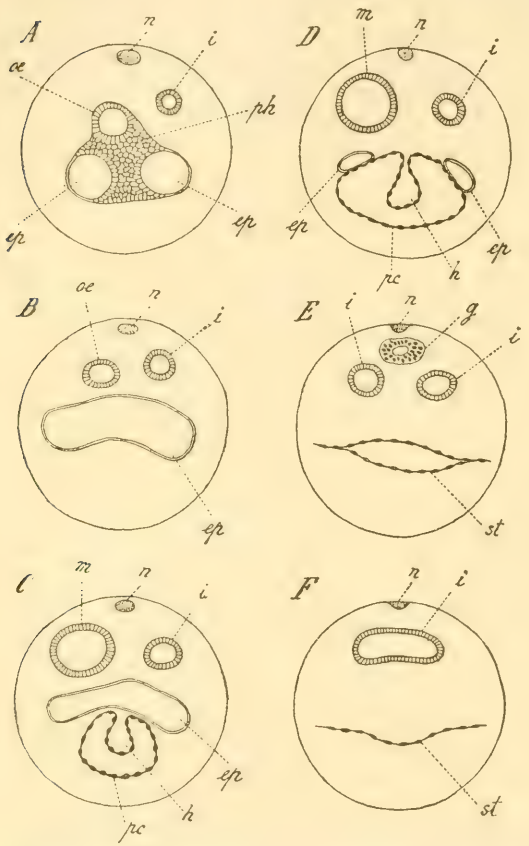


Fig. 825. Schematische Querschnitte durch den hinteren Körperabschnitt einer Knospe von Clavellina (nach Van Beneden und Julin).

ep Epicardialrohr, *g* Genitalsäckchen, *h* Herz, *i* Intestinum, *m* Magen, *n* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *pc* Pericardialsäckchen, *ph* hintere Wand des Pharynx mit der Einmündung des Oesophagus und den paarigen Mündungen des Epicardialrohres, *st* Stoloscheidewand.

Von den weiteren Entwicklungserscheinungen der Knospe sei nur kurz erwähnt, dass die Kiemenspalten als Durchbrechungen in den sich berührenden Wänden des Pharyngealsackes und der Peribranchialsäcke angelegt werden, dass die Muskeln aus Strängen von Mesenchymzellen hervorgehen und dass die Egestions- und Ingestionsöffnung ihre Entstehung Ectodermeinstülpungen verdanken, welche mit dem Pharynx und der Cloake in Verbindung treten. Der Endostyl wird in Form einer Einfaltung der ventralen Pharynxwand angelegt.

Ganz übereinstimmend mit den hier geschilderten sind die Entwicklungserscheinungen, welche man an den Theilstücken des Postabdomens der Aplididae bei ihrer Regeneration (Fig. 826) beobachtet. Auch hier betreffen die Umwandlungen zunächst das centrale Entodermsäckchen. Wie wir schon oben bemerkt haben (pag. 1364), besteht die erste zu beobachtende Entwicklungserscheinung in einer Er-

weiterung (Fig. 814 *B*, *k*) des proximalen Endes der epicardialen Scheidewand. Es wird hierdurch im proximalen Theil des jungen Individuums ein Entodermsäckchen gebildet, welches sich nach hinten in den nicht erweiterten Theil der Stoloscheidewand fortsetzt. Die proximale Er-

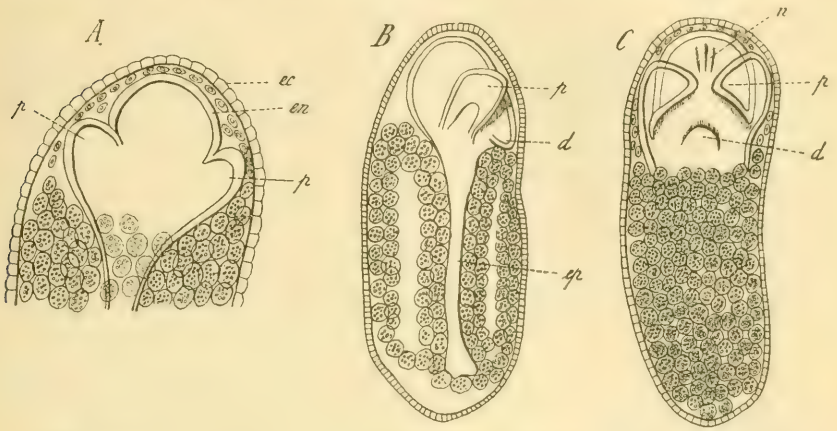


Fig. 826. Drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der sog. Knospen von Amaroecium (nach Kowalevsky).

A Dorsalansicht der vorderen Körperparthie.

B Seitenansicht eines älteren Stadiums.

C Dorsalansicht eines noch weiter vorgeschrittenen Stadiums.

d Darmanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Epicardialfortsatz, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialsäcke.

weiterung ist die Anlage des gesammten Darmkanals des Individuums, während aus dem nicht erweiterten Theil der Epicardialsack (Fig. 826 *B*, *ep*) (und wahrscheinlich auch das Pericardium) hervorgeht. Ganz wie wir es für die Knospen beschrieben haben, zerfällt auch hier das Entodermsäckchen durch paarige, laterale Einfaltungen in drei Lappen (Fig. 826 *A*, *B*), von denen der mittlere die Anlage des Kiemendarmes, die beiden seitlichen dagegen die Anlagen der Peribranchialsäcke darstellen. Die vollständige Abschnürung dieser letzteren, die Verbindung derselben untereinander (Fig. 826 *C*) zur Herstellung eines medianen, unpaaren, dorsalen Abschnittes (Cloake), die Ausbildung der Kiemenspalten — das alles vollzieht sich in derselben Weise, wie bei den Knospen der Synascidien. Die Anlage des Darmkanals ist auch hier ein kleiner, unpaarer Blindsack (Fig. 826 *B*, *d*), der an der Dorsalseite im hinteren Abschnitte des Entodermsäckchens hervorwächst und sich U-förmig ein-

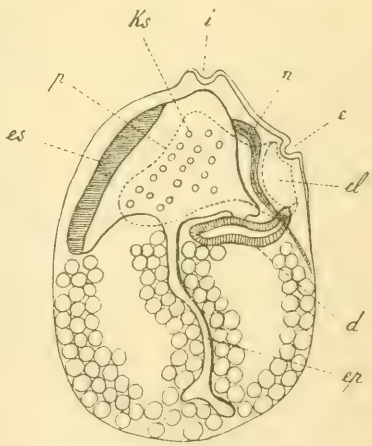


Fig. 827. Späteres Entwicklungsstadium einer sog. Knospe von Amaroecium (nach Kowalevsky).

cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialhöhle.

krümmt. Es scheint demnach hier in Bezug auf die Entwicklung der wichtigeren Organsysteme eine vollständige Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei der Knospung zu herrschen.

2. Doliolidae.

Es wurde bereits oben (pag. 1310) erwähnt, dass wir an der ersten Ammengeneration (Fig. 832 *A*) von **Doliolum** zwei Stolonen vorfinden: einen ventralen (*vs*) und einen dorsalen (*ds*), von denen der dorsale bedeutend mächtiger sich entwickelt und schliesslich heteromorphe, als Lateralsprossen und Mittelsprossen bezeichnete Individuen zur Ausbildung bringt. Die beiden Stolonen erscheinen ihrem Baue nach sehr verschieden.

Der Ventralstolo (Fig. 767 *r*, pag. 1309, Fig. 830 *r*, Fig. 832 *A*, *vs*), früher als „rosettenförmiges Organ" bezeichnet und erst von Grobben (No. 79) in seiner Eigenschaft als Stolo prolifer erkannt, erscheint als ein in einer Ectodermeinsenkung gelegener und aus derselben herausragender birnförmiger Zapfen, welcher an seinem Querschnitte (Fig. 829) eine Zusammensetzung aus sieben, mit einander parallel laufenden Strängen erkennen lässt, von denen vier (*k* und *p*) in zwei Paaren angeordnet, die übrigen drei (*n*, *x*, *m*) dagegen unpaar erscheinen. In Bezug auf die erste Entstehung und die spätere Rolle dieser sieben Stränge, welche mit dem sie umhüllenden Ectoderm die Primäranlagen der zu erzeugenden Knospen darstellen, weichen die Angaben von Grobben und Uljanin beträchtlich von einander ab. Beide Autoren stimmen darin überein, dass sowohl von der Pharynxhöhle (Fig. 828 *ph*), als auch von der Cloakenhöhle (*cl*) der Amme je zwei Zapfen nach unten wachsen und eine Mesodermmasse (*m*), über deren Entstehung wir oben (pag. 1310) berichtet haben, zwischen sich nehmen (vgl. Fig. 769 *B*, *d* und *ms'*, pag. 1311). Nach Uljanin würde demnach der Stolo ursprünglich nur aus 5 Strängen zusammengesetzt sein, nämlich aus 2 pharyngealen, 2 cloakalen und dem mittleren Mesodermstrang (Fig. 828). Die Zahl dieser fünf Stränge soll sich dadurch auf sieben vermehren, dass die cloakalen Stränge (*cl'*) unten umbiegen und das umgebogene Ende zu einem neuen Paar von Strängen (*cl''*) auswächst. Aus einer Verschmelzung dieses Paares geht nach Uljanin die spätere Nervenanlage (*n*) hervor, während die Pharyngealstränge (*p*) durch Abspaltung einen unpaaren Mittelstrang (*x*) produciren, in welchem Uljanin die Anlage der Pharynxhöhle der Knospe erblickt. Der unpaare Strang *m* soll die Pericardialanlage darstellen, während die Pharyngealstränge (*p*) zur Genitalanlage, die Cloakalstränge (*k*) zur Anlage der Muskelplatten sich umbilden.

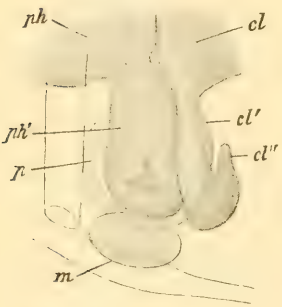


Fig. 828. Junges Entwicklungsstadium des Stolo prolifer (rosettenförmiges Organ) von Doliolum mülleri (nach Uljanin).

cl Cloakenwand des Mutterthieres, *cl'* Auswuchs der Cloakenwand, *cl''* umgebogener Theil desselben, *m* Mesodermhaufen, der an der Bildung des rosettenförmigen Organs Theil nimmt, *p* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynxwand des Mutterthieres, *ph'* Auswuchs der Pharynxwand.

Nach Grobben dagegen sollen die Pharyngealstränge (*p*) die paarige Anlage der Pharynxhöhle und des Darms der Knospen, die Cloakalstränge (*k*) die spätere Cloakenanlage darstellen, während die unpaare (aus Verschmelzung paariger Stränge hervorgegangene) Masse *x* als muthmassliche Genitalanlage in Anspruch genommen wird. Der unpaare Strang *m* wird als Anlage der Muskel und des Pericardialsäckchens, die von Anfang an unpaare Masse *n* als Anlage des Nervensystems gedeutet.

Die von dem Ventralstolo (Fig. 830 *r* und *st*) erzeugten Knospen trennen sich von demselben durch quere Einschnürungen ab. Sie weisen denselben Bau, wie der Ventralstolo selbst auf, indem sie aus einer Ectodermhülle und den angeführten sieben Strängen zusammengesetzt erscheinen. Sie sind jedoch nicht fähig, sich an dem Ventralstolo weiter zu entwickeln. Daher hat Grobben den Ventralstolo, welcher offenbar dem Stolo prolifer der Ascidien, Pyrosomen und Salpen homolog ist, als einen rudimentären Stolo und die von ihm producirten Knospen als abortive bezeichnet.

Gehen wir zur Betrachtung des Dorsalstolo (Fig. 830 *st'*) der ersten Ammengeneration über, so bemerken wir an einem Querschnitte (nach Uljanin) einen wesentlich anderen Bau. Wir erkennen das oberflächliche, an der Dorsalseite verdickte Ectoderm, während das Innere des Stolos nur von zwei, durch eine bindegewebige Scheidewand getrennten Blutgefässen eingenommen ist. Allerdings erinnert der Querschnitt dieses Stolos sehr an den gewisser Ascidien, doch ist zu bemerken, dass dort die Scheidewand durch eine entodermale Lamelle (Epicardiallamelle) gebildet wird, während hier nichts davon zu erkennen ist.

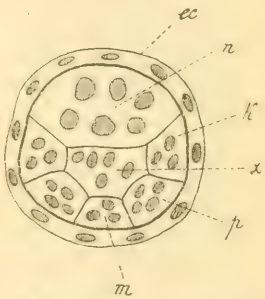


Fig. 829. Querschnitt durch den Ventralstolo resp. durch eine Urknospe von Doliolum (Schema nach Grobben und Uljanin).

ec Ectoderm, *k* Muskelanlagen, *m* Pericardialanlage, *n* Nervenanlage, *p* Genitalanlage, *x* Pharynxanlage (nach Uljanin).

Die an dem Dorsalstolo als Lateral- (Fig 830 *l*) und Mediansprossen (*m*) sich entwickelnden Knospen gehen nicht selbstständig aus dem Stolo hervor. Grobben vermuthete, dass sie alle von einer an der Basis des Dorsalstolos befindlichen „Urknospe" sich abschnürten. Dagegen hat Uljanin beobachtet, dass die von dem Ventralstolo (*st*) abgeschnürten Theilstücke die Fähigkeit besitzen, an der Oberfläche des mütterlichen Körpers umherzuwandern. Sie gelangen auf die Weise (*u*, *u'*) auf den Dorsalstolo. Diese wandernden Theilstücke sind die Urknospen, von denen sich die Lateral- und Medianknospen des Dorsalstolos abschnüren. Die ersten auf den Dorsalstolo gelangten Urknospen bleiben an der Basis desselben und produciren durch Theilung Knospen, die sich zu beiden Seiten des Stolos anreihen und zu Lateralknospen (*l*) auswachsen; daher kommt es, dass die Reihe der Lateralsprossen eine fortlaufende, höhere Ausbildung zeigt, wenn man von der Basis des Dorsalstolos gegen dessen distales Ende fortschreitet. Jene Urknospen dagegen, welche in späterer Zeit auf den Dorsalstolo überwandern, verbreiten sich längs der ganzen dorsalen Mittellinie desselben (*u''*). Sie schnüren Knospen ab, welche sich zu Mediansprossen (*m*) entwickeln. Diese Knospen sitzen in alternirend gestellten Gruppen zu beiden Seiten der Urknospenreihe. Die Knospen jeder Gruppe sind ungleich weit ent-

wickelt. Doch lässt sich auch hier ein Fortschreiten der Entwicklung gegen das distale Ende des Stolos erkennen.

Nach Uljanin ist demnach der Ventralstolo der einzige wirkliche Stolo prolifer der Ammenform, während der Dorsalstolo nicht als echter Stolo prolifer betrachtet werden kann, sondern nichts weiter darstellt, als einen der Ernährung der dort sich festsetzenden Knospen dienenden Körperfortsatz, welcher auf die sog. Mantelgefässe der Ascidien zurückgeführt werden könne.

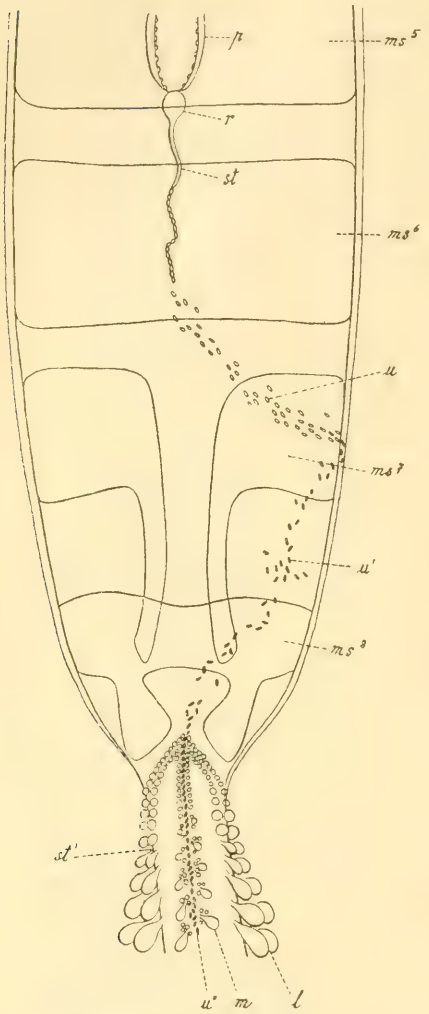


Fig. 830. Dorsalansicht der hinteren Körperparthie einer grossen Doliolum-Amme (nach Barrois).

l Lateralknospen, *m* Medianknospen, ms^5—ms^8 fünfter bis achter Muskelreifen, *p* Pericardium, *r* rosettenförmiges Organ, *st* Ventralstolo, *st'* Dorsalstolo, *u* wandernde Urknospen auf der Ventralseite der Amme, *u'* wandernde Urknospen auf der Dorsalseite, *u''* Urknospen auf dem Dorsalstolo.

Die Dolioliden zeigen demnach eine frühzeitige Abschnürung der Knospen vom Stolo prolifer in ähnlicher Weise, wie wir dies bei den Distomidae beobachtet haben (vgl. pag. 1367 und 1372), bei denen auch die abgeschnürten Knospen sich noch weiter durch Theilung vermehren. Sehr merkwürdig ist bei den Dolioliden die Wanderung der Urknospen und die Entwicklung der Abkömmlinge derselben auf secundärer Lagerstätte. Diese Angaben haben durch die Beobachtungen von Barrois (No. 77) an Doliolum, ferner durch die Beobachtungen an Anchinia und Dolchinia eine Bestätigung erfahren, sodass wir kaum daran zweifeln können. Nach Uljanin sollten die Knospen vermittelst pseudopodienartiger Fortsätze ihrer Ectodermzellen sich weiterbewegen. Nach Barrois dagegen finden sich an dem Ventralstolo von Doliolum zu beiden Seiten Reihen grosser amöboider Zellen, welche sich derart paarweise anordnen, dass auf jede zur Abschnürung gelangende Urknospe ein Paar entfällt (vgl. pag. 1389, Fig. 839 *A*). Diese grossen, amöboiden Zellen sind den Urknospen äusserlich angeheftet und scheinen nicht direct zur Knospe selbst zu gehören. Nach Barrois sind es umgewandelte Zellen des Cellulosemantels, welche mit dem Transport der Urknospen betraut sind. Aehnlich verhalten sich die Knospen von Anchinia und die Urknospen von Dolchinia.

Die Mediansprossen und Lateralsprossen unterscheiden sich wesentlich in Gestalt und Function von einander. Die ausgebildeten Lateralsprossen (Fig. 831) sind asymmetrische, kurzgestielte Individuen, bei denen durch die Entwicklung des Körpers nach der Höhendimension die charakteristische Tönnchenform verschwunden ist. Ihre Gestalt kann mit Gegenbaur der eines kurzgestielten, tief ausgehöhlten Löffels verglichen werden. Die Höhlung des Löffels wird durch die mit weiter Ausmündung sich öffnende Pharyngealhöhle dargestellt, die Rückwand desselben durch die nach hinten etwas ausgebuchtete Kiemenlamelle. Die in der Knospe angelegte Cloakenhöhle und ihre Mündung sind bis zum vollständigen Verschwinden erweitert. Die Kiemenspalten führen daher aus dem Pharynxraum frei nach Aussen. Der Darmkanal (*d*) ist wohlentwickelt, das System der Muskelreifen nur durch wenige Rudimente vertreten, die Geschlechtsanlage, die in der Knospe sich vorfindet, wird im Verlaufe der weiteren Entwicklung unterdrückt. Die Lateralsprossen sind nicht dazu befähigt, nach der Abtrennung vom Dorsalstolo ein selbstständiges Leben zu führen. Sie pflanzen sich auch auf keine Weise fort. Ihre ausschliessliche Function ist die der Nahrungsaufnahme und der Respiration, wodurch die Nährstoffe für die übrigen Knospen des Dorsalstolo sowohl, als auch für die Amme selbst, die ihres Darmkanals verlustig gegangen ist (vgl. oben pag. 1311), herbeigeschafft werden. Sie entsprechen den Nährpolypen eines Siphonophorenstockes (Fol) und werden daher von Uljanin als Ernährungsthiere bezeichnet.

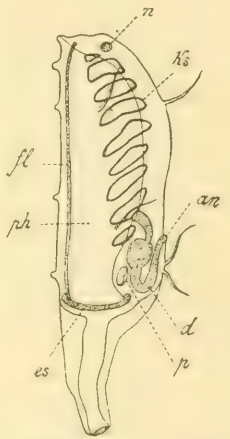


Fig. 831. Lateralspross von Doliolum mülleri (nach Grobben).

an Afteröffnung, *d* Darmkanal, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *p* Pericardialsäckchen und Herz, *ph* Pharynx.

Dagegen lösen sich die Mediansprossen, nachdem sie ihre vollständige Ausbildung erlangt haben, von dem Dorsalstolo der ersten Ammengeneration los und führen ein freies, pelagisches Leben. Diese Individuen (Fig. 832 *B*) stimmen in der Ausbildung ihres Körpers vollständig mit der tönnchenförmigen Geschlechtsgeneration überein, von der sie sich nur durch den Mangel der Geschlechtsorgane (welche auch hier in der Knospe rückgebildet werden) und durch das Vorhandensein eines ventralen, dem hinteren Körperende genäherten Fortsatzes (*st*) unterscheiden, welcher aus dem Stiel, mit dem die Mediansprosse dem Dorsalstolo der Ammengeneration aufsass, hervorgegangen ist und der die Knospen der Geschlechtsgeneration (*g*) trägt. Letztere dachte man sich früher gewöhnlich von den Mediansprossen selbst producirt, daher man die freigewordenen Mediansprossen auch als zweite Ammengeneration zu bezeichnen pflegte. Sie stammen jedoch, wie Grobben beobachtete, sämmtlich von einer an der Basis des erwähnten Fortsatzes befindlichen Urknospe, welche nach Uljanin nicht von der Mediansprosse selbst producirt sein soll, sondern einen directen Abkömmling jener auf den Dorsalstolo der ersten Ammengeneration übergewanderten Urknospen (Fig. 830 *u''*) darstellen soll. Für Uljanin ist daher die Mediansprosse nur das Pflegethier für die zu Geschlechtsthieren sich ausbildenden Knospen.

Nach Uljanin kommt demnach in dem ganzen Generationscyclus von Doliolum nur ein einziger echter Stolo prolifer zur Ausbildung, der Ventralstolo, welcher allein zur Production von Urknospen befähigt ist. Sämmtliche von diesen Urknospen producirte, zur Ausbildung gelangende Individuen stellen nach Uljanin nur die heteromorphen Bildungsformen einer und derselben Generation, der Geschlechtsgeneration, dar, sei es, dass sie als Ernährungsthiere oder Pflegethiere ihrer Geschlechtsorgane verlustig werden, sei es, dass sie zu wirklichen Geschlechtsthieren (Fig. 832 *C*) sich umbilden.

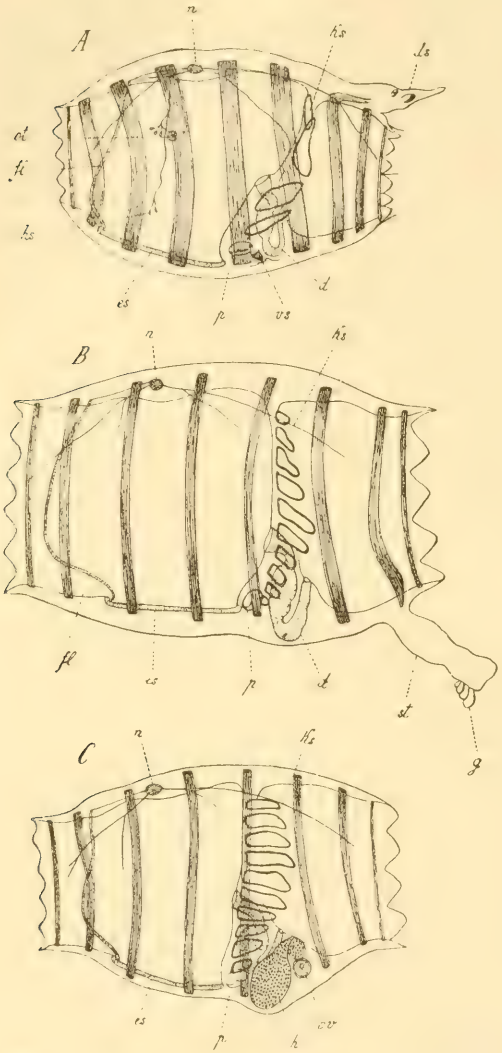


Fig. 832. *A* Junge Amme von Doliolum mülleri.

B sog. Pflegethier dieser Art.

C geschlechtsreifes Individuum dieser Art (nach Grobben).

d Darmkanal, *ds* sog. Dorsalstolo der Ammenform, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *g* Knospen der Geschlechtsgeneration, *h* Hoden, *hs* Hautsinnesorgane, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *ot* Gehörorgan, *ov* Ovarium, *p* Pericardialsäckchen und Herz, *st* Anheftungsstiel des Pflegethieres mit Knospen der Geschlechtsgeneration (*g*), *vs* Ventralstolo der Ammenform (sog. rosettenförmiges Organ).

Nach der Auffassung Grobben's dagegen, welche sich im Wesentlichen an die Gegenbaur's anschliesst, besteht der Generationscyclus von Doliolum in der Aufeinanderfolge von zwei ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Generation. Grobben bezeichnet demnach die aus dem Ei erzeugte Form, welche von dem Geschlechtsthiere wesentlich verschieden ist, als erste Ammengeneration *A*. Von den beiden dieser Form entstammenden, heteromorphen Formen (Lateralsprossen *L* und Mediansprossen *M*) erzeugen die Mediansprossen in ihrer Eigenschaft als zweite Ammengeneration die geschlechtsreife Generation *G*. Einen Seitenzweig des Generationscyclus würden die abortiven, von dem Ventralstolo producirten Knospen *K* darstellen. Die Ansichten

Grobben's und Uljanin's lassen sich demnach in folgendem Schema gegenüberstellen.

Generationswechsel von Doliolum

nach Grobben	nach Uljanin
A (erste Ammenform)	A (Ammenform)
$K \swarrow \mid$	$\mid$
$L + M$ (zweite Ammenform)	$L + M + G$ (Geschlechtsgeneration)
$\mid$	
G (Geschlechtsthier).	

Es erhellt aus dieser Gegenüberstellung, dass, wenn sich die Anschauungen Uljanin's bewahrheiten, der Generationswechsel von Doliolum sich völlig an den der Salpen anschliessen würde, indem er in beiden Fällen in der Aufeinanderfolge einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Generation bestehen würde. Der einzige Unterschied wäre der, dass die von der ungeschlechtlichen Generation producirten Urknospen sich bei Doliolum durch Theilung vervielfältigen und dass die Geschlechtsgeneration in drei verschiedenen Gestalten (L, M und G) zur Ausbildung käme. Es wäre auf diese Weise auch erklärt, warum die Mediansprossen ihrem Baue nach vollständig mit der Geschlechtsgeneration übereinstimmen (vgl. Fig. 832 B und C).

Wir haben noch zu schildern, in welcher Weise die Entwicklung der jungen, von den Urknospen abgeschnürten Knospen abläuft. Nach den Mittheilungen Uljanin's scheint es, dass die Entwicklung der Knospen, gleichviel ob sie sich zu Lateralsprossen, Mediansprossen oder Geschlechtsthieren umbilden, ziemlich übereinstimmend verläuft, sodass wir uns hier mit der Schilderung der Entwicklung der Lateralsprossen begnügen können. Die jungen, eben abgeschnürten Knospen weisen denselben Bau auf, wie die Urknospen und wie der Ventralstolo. Sie bestehen aus einer äusseren Ectodermlage und aus den obenerwähnten sieben Strängen. Wir haben oben (pag. 1378) auf die Differenzen hingewiesen, welche zwischen Grobben und Uljanin bezüglich der Bedeutung dieser sieben Stränge für die weitere Entwicklung der Knospe bestehen. Die Angaben über die Art, wie die junge Knospe aus diesen sieben Primäranlagen sich aufbaut, sind bisher ziemlich dürftig. Es erforderte dieser Punkt weitere Untersuchung.

Die jungen Knospen (Fig. 833 A) stellen von dem Momente an, in welchem sie sich von der Urknospe abschnüren, einen vollkommen selbstständigen, rings von Ectoderm umschlossenen Organismus dar, der wie ein Parasit dem Mutterthiere (resp. Pflegethiere) äusserlich angeheftet ist. Diese Anheftung wird vermittelst einer sohlenförmigen, verdickten Parthie des Ectoderms (ec) bewerkstelligt. Die jüngsten, von Uljanin beobachteten Knospen zeigten bereits etwas gestreckte Körperform. Die im Innern befindlichen, aus den sieben Strängen hervorgegangenen Organanlagen hatten eine gewisse Verschiebung erlitten, über welche jedoch Uljanin keine bestimmteren Angaben macht. Wir können nun an der Knospe eine Dorsal- und Ventralseite unterscheiden. Die Dorsalseite ist von der umfangreichen Nervensystemanlage (n) eingenommen. An der Ventralseite findet sich die Pericardialanlage (p). Zwischen beiden ist die Pharyngealanlage (ph) zu erkennen, während die paarigen Genitalanlagen (g), zu einer gemeinsamen Zellmasse vereinigt, in die Nähe der Anheftungssohle gerückt sind. Eine an dem hinteren Ende der Nervensystemanlage entstehende Ectodermeinstülpung (cl) stellt die

Anlage der Cloake dar. Es ist dies einer der Hauptpunkte, hinsichtlich deren die Schilderung Uljanin's von der Grobben's abweicht. Nach Grobben soll die Cloake aus paarigen, bereits in der Urknospe vorhandenen Anlagen (den Strängen *k* in Fig. 829) hervorgehen. Zu beiden Seiten des Körpers haben sich die dem Ectoderm dicht anliegenden Muskelplatten (*m*) beträchtlich ausgebreitet.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung entsteht in der Pharyngealanlage eine sich allmählich vergrössernde Höhle (Fig. 833 *B*, *ph*), welche bald unter Vermittlung einer gegenüber der Cloakenöffnung entstehenden Ectodermeinstülpung eine Ausmündung nach Aussen (Ingestionsöffnung *i*) gewinnt. Nun schnüren sich von den Muskelplatten die in der Umgebung der Cloakenöffnung und der Ingestionsöffnung gelegenen Muskelreifen ab. Die Pharyngealhöhle treibt zwei platte, lamellenförmige, gegen die Dorsalseite gerichtete Divertikel (*l*), welche — wie bereits Grobben erkannte — die Nervensystemanlage (*n*) seitlich umfassen.

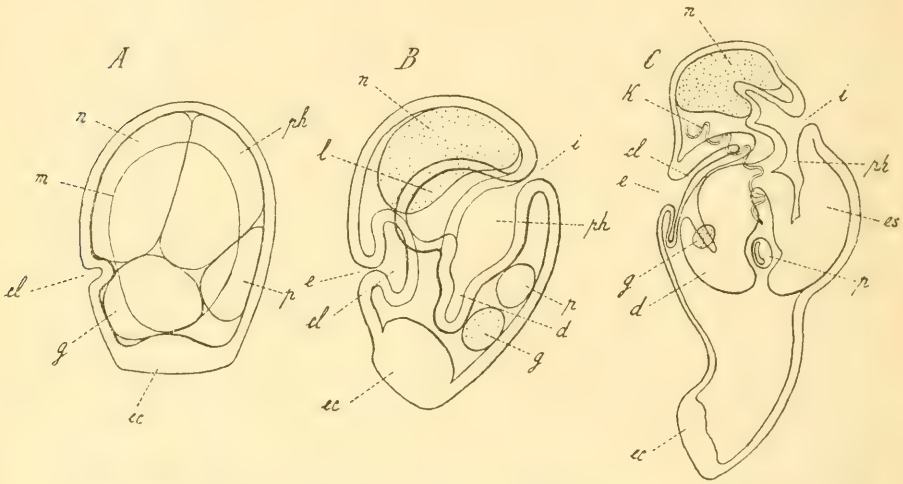


Fig. 833. Schematische Seitenansichten dreier Knospenstadien der Lateralsprossen von Doliolum (*A* und *B* nach Uljanin, *C* nach Grobben).
cl Cloake, *d* Darmanlage, *e* Egestionsöffnung, *cc* basale Ectodermverdickung, *es* Endostylanlage, *g* Genitalanlage, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *l* seitliche Ausstülpungen der Pharynxhöhle, *m* Umriss der Muskelplatten, *n* Nervenanlage, *p* Pericardialanlage, *ph* Pharynxanlage.

Diese Divertikel sollen nach Uljanin hauptsächlich an der Bildung der Kiemenlamelle betheiligt sein. Ein von der Pharyngealhöhle nach hinten entwickelter Fortsatz (*d*) wandelt sich in den Darmkanal der Knospe um, und legt sich mit seinem blinden Ende der Wand der sich beträchtlich erweiternden Cloakenhöhle (*cl*) an. Letztere verbreitet sich besonders nach den Seiten des Körpers, sodass sie, wie Grobben beobachtete, in einem gewissen Stadium einen brillenförmigen Anblick darbietet. Sie legt sich mit ihren seitlichen Ausbreitungen an die flügelförmigen Fortsätze der Pharynxhöhle (*l*) an. Indem hier die Cloakenwand und die Pharyngealwand sich aneinanderlegen, entsteht die Kiemenlamelle (Fig. 833 *C*, *k*), in welcher sodann die Kiemenspalten zum Durchbruche kommen. Die Anlage des Centralnervensystems erleidet völlig dieselbe Umwandlung, welche wir oben für die aus dem Ei kommende Larve

beschrieben haben (pag. 1309). Eine nach vorn gerichtete Verschmälerung wandelt sich in die Flimmergrube, ein hinterer Fortsatz in einen unpaaren vom Ganglion abgehenden Nerven um, während aus der mittleren Parthie der Anlage sich das Ganglion und der subganglionäre Körper entwickeln. Die Entwicklung des Pericardialsäckchens (*p*) und des Herzens scheint auf gleiche Weise, wie in der Larve, nach dem für sämmtliche Tunicaten gleichmässig giltigen Schema zu erfolgen. Die Genitalanlage (*g*) wird bei den Lateralknospen rückgebildet. Man kann sie noch eine Zeit lang an der linken Seite der Darmschlinge als Zellhaufen erkennen. Bei den zu Geschlechtsthieren sich entwickelnden Knospen zerfällt diese Anlage in zwei ungleich grosse Parthien, von denen die vordere kleinere zum Ovarium, die grössere hintere zum Hoden sich umbildet.

Die Differenzen, durch welche sich die Knospen der Lateralsprossen, Mediansprossen und der Geschlechtsthiere hinsichtlich ihrer späteren Entwicklung unterscheiden, erklären sich aus der verschiedenen Gestaltung der ausgebildeten Formen. Demzufolge kommt bei den Mediansprossen und Geschlechtsthieren immer mehr die charakteristische Tönnchenform zur Ausbildung, während die Lateralsprossen sich nach der Höhendimension vergrössern und — wie wir oben angedeutet haben — unter zunehmender Erweiterung des Cloakenraumes und der Egestionsöffnung die etwas asymmetrische Löffelform gewinnen.

Wir haben hier die merkwürdigen, noch ungenügend bekannten Genera **Anchinia** und **Dolchinia** anzuschliessen, welche nach dem Bau ihrer Kieme den Uebergang zwischen Pyrosoma und Doliolum vermitteln. Von diesen Gattungen kennt man nur Theilstücke von abgetrennten Stolonen, während die aus dem Ei sich entwickelnde ungeschlechtliche Ammenform, welche diese Stolonen producirt, noch unbekannt ist. Wir werden diese Stolonen dem Dorsalstolo der ersten Ammengeneration von Doliolum vergleichen müssen. Im Allgemeinen bestehen diese Stolonen aus einem im Querschnitte runden Rohre (Colonialrohr, Fig. 834 *c*), welches aus einer einfachen Lage von platten Ectodermzellen gebildet erscheint. Das Innere ist von einer Gallertmasse erfüllt, in welcher Mesodermzellen verschiedener Gestalt eingebettet erscheinen. Die äussere Oberfläche des von einem Cellulosemantel überzogenen Ectodermrohres trägt die verschiedenen Knospen (*z*), welche in ihren späteren Entwicklungsstadien vermittelst eines Stieles auf einer verdickten Stelle des Ectoderms aufgewachsen erscheinen. Die Knospen sind also auch hier, wie bei Doliolum, dem sog. Stolo nur äusserlich aufgewachsen. Die Knospen erscheinen nach der Länge des Stolos unregelmässig angeordnet. Wir finden ganz junge Knospen zwischen halb ausgebildeten und vollkommen entwickelten. Dagegen zeigt sich am Querschnitt eine derartige Anordnung, dass die jüngsten Knospen die dorsale Mittellinie einnehmen, während die älteren Knospen zu beiden Seiten am Stolo herabrücken (Fig. 834).

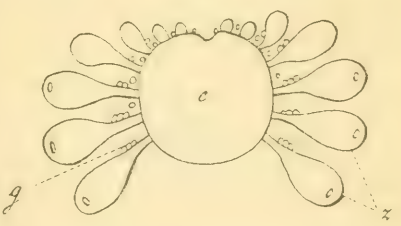


Fig. 834. Schematischer Querschnitt durch das Colonialrohr von Dolchinia (nach Korotneff).

c Colonialrohr, *g* Knospen der Geschlechtsindividuen, *z* Zooide.

Unter den als Anchinia bezeichneten Colonien kennt man drei verschiedene Formen, welche von Barrois (No. 77) als Bruchstücke eines und desselben Stolos betrachtet werden:

I. Bruchstücke mit Zooiden, welche auch im entwickelten Zustande verhältnissmässig klein bleiben und welche weder Geschlechtsorgane zur Entwicklung bringen, noch sich durch Knospung fortpflanzen. Diese Zooide unterscheiden sich von denen der Geschlechtsgeneration (III) durch den Mangel der drei Pigmentflecke und der papillenförmigen Fortsätze über den Körperöffnungen. Dagegen findet sich eine Pigmentanhäufung an der Basis des Stieles (Fig. 835 *A*, *pd*). An der Dorsalseite des Rohres, welches diese Zooide trägt, bemerkt man einen längsverlaufenden geschlängelten Schlauch (Fig. 836 *st*), anscheinend aus Ectoderm und Entoderm bestehend (Fig. 836 *B*), welchen Barrois als den eigentlichen Stolo prolifer in Anspruch nimmt, von dem die Knospen der vorliegenden Generation als seitliche Auswüchse entspringen.

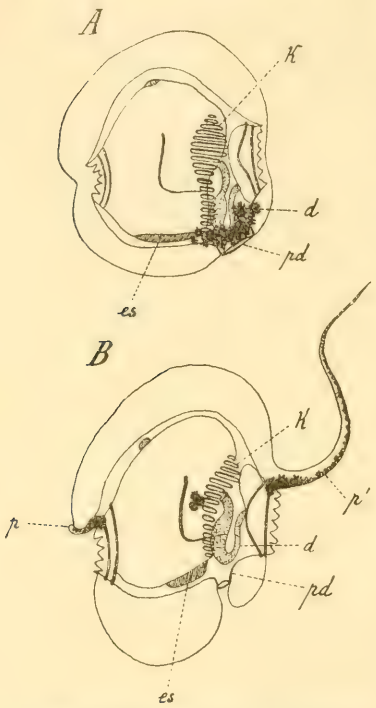


Fig. 835. *A* Erste ungeschlechtliche Generation von Anchinia.
B Geschlechtsgeneration (nach Barrois).
d Darmkanal, *es* Endostyl, *k* Kieme, *p* Papille oberhalb der Ingestionsöffnung, *p'* Papille oberhalb der Egestionsöffnung, *pd* Pedunculus.

II. Bruchstücke mit Zooiden, welche sich in der Gestalt der geschlechtsreifen Form (III) anschliessen und auch Geschlechtsorgane in der Anlage enthalten. Diese Anlage wird jedoch später rückgebildet. Auch diese Zooide, welche wir den Pflegethieren von Doliolum vergleichen dürften, scheinen sich in keiner Weise, weder geschlechtlich noch ungeschlechtlich, fortzupflanzen. Sie dienen aber auch nicht zur Ernährung der Knospen der Geschlechtsgeneration; denn letztere sitzen selbstständig auf dem Colonialrohr. An dem Rohre dieser Bruchstücke kann man den oben als Stolo prolifer erwähnten Schlauch nicht mehr beobachten; dagegen finden sich Ansammlungen kleinster Knospen, welche Barrois durch Zerfall aus dem Stolo prolifer hervorgehen lässt.

III. Bruchstücke mit geschlechtsreifen Zooiden (Fig. 835 *B*). Diese sind durch den Besitz je eines papillenförmigen Fortsatzes (*p*, *p'*) über der Ingestionsöffnung und über der Egestionsöffnung ausgezeichnet, von denen der letztere besonders mächtig wird. An diesen Fortsätzen finden sich Pigmentanhäufungen; ein dritter Pigmentfleck nimmt die Mitte des Körpers ein. Die Zooide sind durch ihre hohe Körpergestalt und die Verkürzung des Endostyls (*es*) ausgezeichnet. Die jungen Knospen, aus denen diese Zooide hervorgehen, finden sich an dem Colonialrohr zwischen den ausgebildeten Zooiden verstreut.

Barrois vergleicht die Zooide der Form I mit den Lateralknospen von Doliolum und die Zooide der Form II mit den Pflegethieren der letzteren Form. Die drei verschiedenen Formen der ungeschlechtlich erzeugten Gene-

ration würden an den Colonien von Anchinia successive zur Entwicklung kommen und einander ersetzen. An den jüngsten Stolonen kommen Zooide der Form I zur Ausbildung, später, wenn sich der eigentliche Stolo prolifer in Theilstücke auflöst, werden nur mehr Zooide der Form II gebildet, um zum Schluss durch die geschlechtsreife Form ersetzt zu werden.

Die Knospung der Anchinia ist am ausführlichsten durch Barrois (No. 77) beschrieben worden und ist nach mancher Hinsicht von grossem Interesse. Es scheint, dass die Entwicklung der Knospen der drei verschiedenen Formen im Allgemeinen sehr übereinstimmend abläuft, wenngleich gewisse Unterschiede in der Zeit und Art der Entwicklung der Organe, auf welche wir hier nicht näher eingehen können, vorherrschen. Während der Stolo prolifer von Doliolum aus einer Anzahl längsverlaufender Stränge zusammengesetzt ist und demzufolge die jüngsten Knospen schon die Anlagen der wichtigsten Organe getrennt erkennen lassen, zeigt der Stolo prolifer von Anchinia (Fig. 836 *B*) nur ein Ectoderm und eine innere Zellmasse, welche von Barrois als Entoderm bezeichnet wird. Den gleichen Bau zeigen die jüngsten, sehr kleinen Knospen, an denen man eine Ectodermschicht und eine centrale Zellmasse unterscheiden kann. Aus letzterer gehen durch Differenzirungen, welche bisher nicht genauer bekannt geworden sind, das Nervensystem, der Darmkanal (Pharynx + eigentlicher Darm), das Pericardialsäckchen und (bei der Form II und III) die Anlage der Geschlechtsorgane, welche sehr frühzeitig auftritt, hervor. Von besonderem Interesse sind gewisse Punkte in der späteren Entwicklung der Form I, welche eine auffallende Uebereinstimmung in der Entwicklung dieser Knospen mit der Entwicklung der Ascidienembryonen erkennen lassen. Das Nervensystem stellt ein längs der Dorsalseite der Knospe hinziehendes Rohr dar (Fig. 837 *A*, *n*), welches die ganze Länge des Körpers einnimmt. Aus der vorderen Parthie desselben geht das Ganglion und die Flimmergrube hervor, während der hintere Abschnitt desselben sich in einen unpaaren Nervenstrang umwandelt (Fig. 837 *B*), welcher nach hinten zieht und mit einem visceralen Ganglion endigt. Dieser Nerv entspricht wohl dem von Uljanin bei Doliolum beobachteten und als Nervus branchialis bezeichneten Strange. Er dürfte das Homologon des von Van Beneden und Julin (No. 7) bei Ascidien gefundenen „Cordon ganglionnaire viscéral“ darstellen. Die Peribranchialsäcke entstehen aus paarigen Ectodermeinstülpungen (*cl*), welche durchaus an die „Cloakenbläschen“ der Ascidienlarven und an die entsprechenden Anlagen im Pyrosomaembryo erinnern. Diese paarigen Ectodermeinstülpungen vergrössern sich und treffen auf zwei seitliche, flügelförmige Aussackungen des Pharynx, welche ihnen

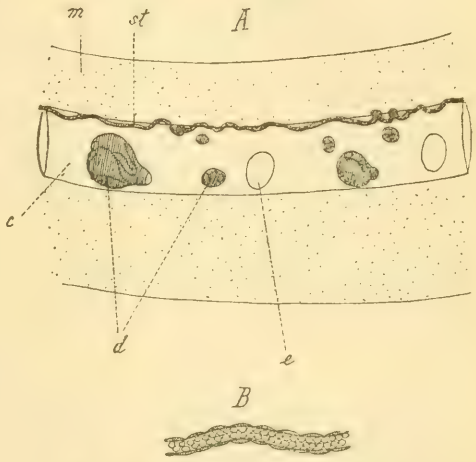


Fig. 836. *A* Stück eines Anchinia-Stolos (nach Barrois).

c Colonialrohr, *d* jüngere Knospen, *e* Ansatzstellen älterer Individuen, *m* Cellulose-Mantel, *st* eigentlicher Stolo prolifer.

B Stück des Stolo prolifer, stärker vergrössert.

entgegenwachsen. Indem sich die Wände dieser Aussackungen an die der Peribranchialsäcke dicht anlegen, wird die Kiemenlamelle gebildet, in welcher bald die Kiemenspalten zum Durchbruche kommen. Die eigentliche Cloaken-

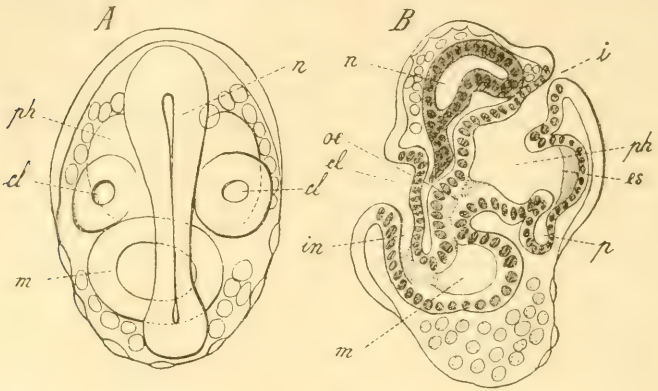


Fig. 837. *A* Dorsalansicht einer Knospe der ersten ungeschlechtlichen Form von Anchinia.

B Medianschnitt durch ein älteres Stadium (nach Barrois).

cl Cloakenanlage (in *A* paarig), *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialanlage, *ph* Pharynx.

höhle im engeren Sinne geht aus einer Verschmelzung der beiden Ectodermeinstülpungen in ähnlicher Weise hervor, wie wir dies oben für die Ascidien (pag. 1293) geschildert haben. Eine weitere Uebereinstimmung mit der Ascidienentwicklung ergiebt sich in der Art der Ausbildung des Pericardialsäckchens (Fig. 837 *B*, *p*), welches auch hier ein Derivat des Entoderms darstellt. Es entwickelt sich als ein ursprünglich solider Auswuchs des Pharynx, in dessen Innerem bald ein Lumen zur Ausbildung kommt. Dasselbe tritt in Communication mit der Pharynxhöhle, sodass die ganze Anlage nun ein Divertikel des Pharynx darstellt, welches seiner Lage nach dem hinteren Ende der Endostylanlage (*es*) entspricht. Von diesem Divertikel schnürt sich in späteren Stadien das Pericardialsäckchen ab. Es ist wahrscheinlich, dass ein Theil des Divertikels auch hier als Epicardium erhalten bleibt (vgl. oben pag. 1294).

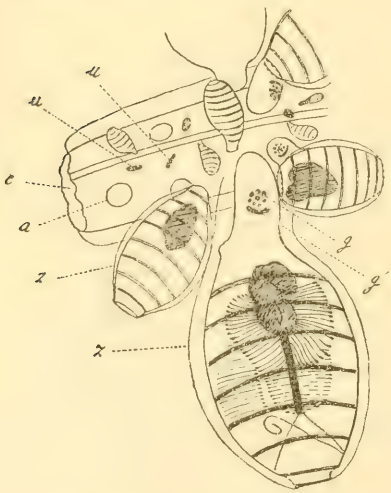


Fig. 838. Stück eines Colonialrohres von Dolchinia mit Zooiden (nach Korotneff).

a Ansatzstellen von älteren Zooiden, *c* Colonialrohr, *g* Knospen der Geschlechtsindividuen, *g'* Urknospe der Geschlechtsgemmen, *u* wandernde Urknospen, *z* Zooide.

Von der als **Dolchinia** (Korotneff, No. 82) bezeichneten Form kennt man nur Colonien mit Zooiden, welche der Form II und III von Anchinia (resp. den Pflegethieren und Geschlechtsgemmen von Doliolum) entsprechen (Fig. 838). Hier sitzen die Individuen

der Form II (Pflegethiere) dem gemeinsamen Colonialrohr dicht gedrängt auf, während die Geschlechtsgemmen (*g*) an dem Pedunculus dieser Individuen (also in ähnlicher Weise wie bei Doliolum) zur Entwicklung kommen. Diese Pflegethiere von Dolchinia (*z*) lösen sich sehr leicht von der Gesammtcolonie ab, um selbstständig pelagisch weiterzuleben. Ebenso lösen sich die ausgebildeten Geschlechtsthiere von den Pflegethieren ab. Auf dem Colonialrohr bemerkt man umherwandernde Urknospen (*u*). Der Transport dieser Knospen wird (wie bei Doliolum und Anchinia nach Barrois) durch denselben äusserlich anhaftende, grosse, amöboide Zellen (*c*) bewerkstelligt, welche an der Knospe in zwei Reihen angeordnet erscheinen (Fig. 839 *A*, *a*). Von diesen primären Knospen trennen sich durch Theilung kleinere secundäre (*b*) ab, welche sich entweder auf dem Colonialrohr selbst fixiren und dann zu Pflegethieren auswachsen oder aber auf den Pedunculus eines sich entwickelnden Pflegethieres gelangen, wo sie sich dann zur Urknospe der von diesem Pflegethiere getragenen Geschlechtsgemmen (Fig. 838 *g'*) umbilden. Die Urknospe scheint nur Geschlechtsgemmen zu produciren, aber sich selbst nicht weiter zu entwickeln. Hinsichtlich der Entwicklung der Knospen, die noch nicht vollständig klar gestellt ist, müssen wir auf die Mittheilungen von Korotneff (No. 82) verweisen. Auch hier lassen die Knospen anfangs nur eine äussere Zelllage und eine innere Zellmasse unterscheiden. In der letzteren trennt sich bald eine grosszellige Masse (Fig. 839 *B*, *x*) von einer kleinzelligen. Die grosszellige Masse soll die Anlage des Nervensystems und der Geschlechtsorgane repräsentiren, während die kleinzellige Masse sich in drei Stränge theilt, von denen der mediane Strang (*ph*) die Anlage des Pharynx darstellt, während die seitlichen als Muskelanlagen (*m*) gedeutet werden. Die Cloake entsteht als Ectodermeinstülpung, das Pericardialsäckchen als Divertikel des Pharynx.

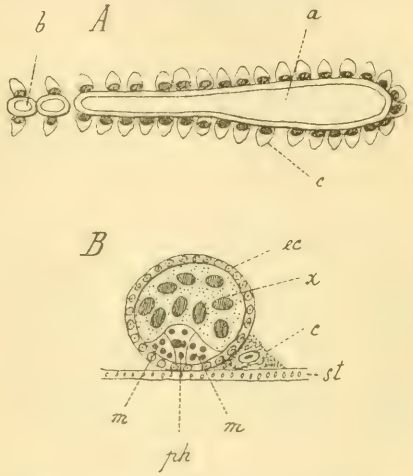


Fig. 839. *A* Urknospe (*a*) mit zwei abgeschnürten Knospen (*b*) von Dolchinia. *B* Querschnitt durch eine festgesetzte Knospe von Dolchinia (nach Korotneff). *a* Urknospe, *b* abgeschnürte Knospen, *c* amöboide Transportzellen, *ec* Ectoderm, *m* Muskelanlagen, *ph* Pharynxanlage, *st* Epithel des Colonialrohres, *x* grosszellige Masse.

3. Pyrosomen.

Da die Entwicklung der vier primären Ascidiozooide der Pyrosomencolonie innig mit der Entwicklung des Cyathozooids verbunden ist und fast vollständig in das Bereich des embryonalen Lebens fällt, so haben wir dieselbe bereits oben abgehandelt. Hier handelt es sich um die Darstellung der Knospungsvorgänge, durch welche die später zur Entwicklung kommenden Individuen der Colonie erzeugt werden. Ueber diese Processe haben Huxley (No. 72), Kowalevsky (No. 71) und sodann Joliet (No. 73) und Seeliger (No. 76) berichtet. Wir werden uns hauptsächlich an die Angaben des letztgenannten Autors zu halten

haben. Einige Mittheilungen über die erste Entwicklung des Stolo prolifer hat auch neuerdings Salensky (No. 74) gemacht. Die wichtigste hier zu behandelnde Frage ist die nach der ersten Entstehung der Primärorgane in dem Stolo prolifer. Die weitere Entwicklung stimmt so sehr mit der oben geschilderten der vier primären Ascidiozooide überein, dass wir dieselbe kürzer behandeln können.

Entwicklung des Stolo prolifer.

Die Individuen der Pyrosomen schicken sich bereits sehr frühzeitig zur Knospung an; schon zu einer Zeit, in welcher sie selbst ihre individuelle Selbstständigkeit noch nicht vollständig erlangt haben, sondern

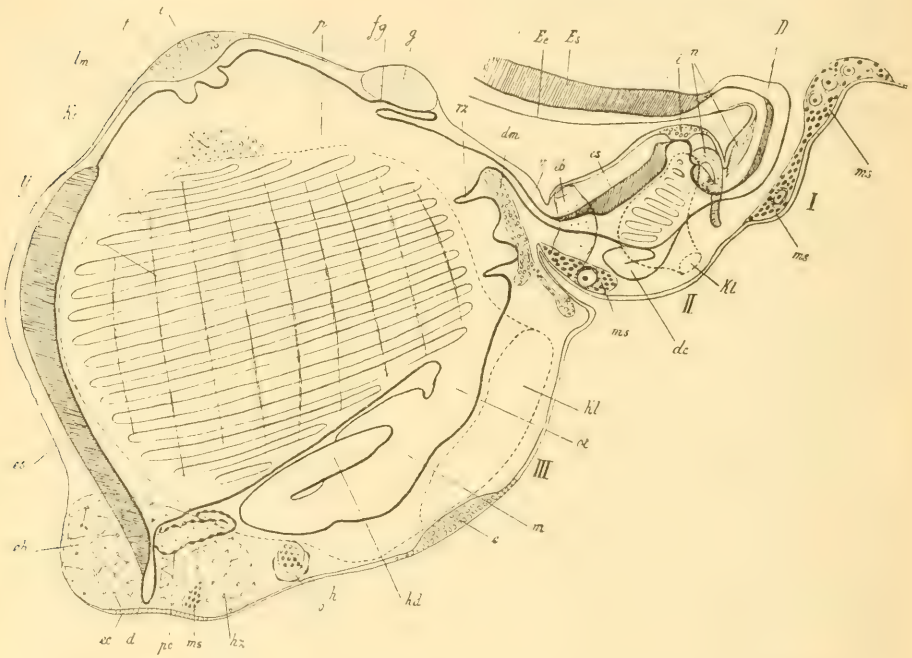


Fig. 840. Eine Kette von drei Individuen von Pyrosoma (nach Seeliger). *I* jüngstes proximales, *II* mittleres, *III* ältestes distales Individuum.

D Einmündungsstelle des Endostylfortsatzes des Mutterthieres, *d* Endostyl- oder Entodermfortsatz, *dc* Anlage des Darmkanals, *dm* länglicher Zellenhaufen, *e* Anlage der Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *Ec* Ectoderm des Mutterthieres, *ec* Ectodermplatte der Stoloanlage, *Es* Endostyl des Mutterthieres, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hoden, *hd* Hinterdarm, *hz* Herz, *i* Anlage der Ingestionsöffnung, *kl* Cloake, *ks* Kiemenspalten, *lf* Längsbalken des Kiemensackes, *lm* linsenförmiger Zellhaufen, *m* Magen, *ms* Genitalstrang, *n* Anlage des Nervensystems, *o* Ovarium (Eifollikel mit Ei), *oe* Oesophagus, *p* Umgrenzung der Peribranchialsäcke, *pc* Pericardium, *rz* Rückenzapfen, *t* Tentakelanlage, *v* Verbindungsgang der Darmhöhle des 2. und 3. Individuums.

noch mit dem Stolo, an welchem sie erzeugt wurden, in Zusammenhang stehen. An einem solchen Stolo (Fig. 840 und 854 pag. 1402) nehmen die Individuen von dem proximalen zum distalen Ende an Grösse und Ausbildung zu. Das am distalen Ende gelegene Individuum (Fig. 840 *III*) ist das ausgebildetste. Es weist bereits die fast vollendete Organisation

der Pyrosomen auf und zeigt auch schon die ersten Anlagen des künftigen Stolo prolifer.

Wir finden zunächst eine gegen das Ectoderm zu gerichtete Aussackung (*d*) des Kiemendarmes (Pharynxsackes), welche an dem hintersten Ende des Endostyls (*es*), ventralwärts vom Herzen (*hz*), gelegen ist und ringsum von Eläoblastgewebe (*eb*) umgeben erscheint. Diese entodermale Ausstülpung stellt die Entodermanlage des Stolo prolifer dar. Sie wird als Entodermrohr, Entodermfortsatz oder wohl auch wegen ihrer nahen Beziehungen zum Endostyl des Mutterthieres als Endostylfortsatz bezeichnet. Dieser Entodermfortsatz ist nichts Anderes, als der Ueberrest des entodermalen Verbindungsrohres, durch welches die Entodermsäcke zweier benachbarter Knospen unter einander in Verbindung stehen (Fig. 840 *v*).

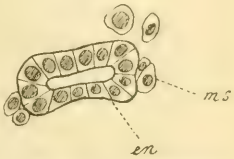


Fig. 841. Querschnitt durch den Entodermfortsatz (*en*) einer ganz jungen Stoloanlage von Pyrosoma (nach Seeliger). *ms* umgebende Mesenchymzellen.

Ein weiteres Element, welches in die Bildung des Stolo prolifer übergeht, erscheint in der Form einer dichtgedrängten Gruppe von Mesodermzellen (*ms*), welche im Eläoblastgewebe eingebettet ist. Wir müssen die Zellgruppe als Anlage des Genitalstranges des Knospenstockes bezeichnen. Schon frühzeitig sieht man in derselben manchmal eine oder mehrere grössere Zellen, welche als junge Eizellen zu erkennen sind. Die Anlage des Genitalstranges hat sich ihrerseits von der Geschlechtsanlage (*o*, *h*) des Mutterthieres abgeschnürt (vgl. *ms* in Indiv. *I* und *II*).

Diese beiden Anlagen (Entodermfortsatz und Genitalstrang) kann man auch am Querschnitt durch die betreffende Region des Mutterthieres erkennen (Fig. 842). Man sieht dann auch, dass der Entodermfortsatz noch von einzelnen Mesenchymzellen begleitet ist (Fig. 841). Besonders zu beiden Seiten des Entodermfortsatzes kann man Mesenchymzellen in zwei Strängen angeordnet erkennen (*ms*). Von diesen Strängen setzt sich der rechte bis an das Pericardialsäckchen des Mutterthieres fort. Es sind dies die bereits oben erwähnten sog. Mesodermstränge des Stolo prolifer, deren Entwicklung Salensky (No. 74) an den vier primären Ascidiozooiden verfolgt hat. Welche Rolle diese Mesodermstränge im weiteren Verlaufe der Entwicklung des Stolo prolifer und der Knospen spielen, ist noch durchaus unbekannt. Wir werden daher bei unserer weiteren Schilderung von denselben absehen müssen.

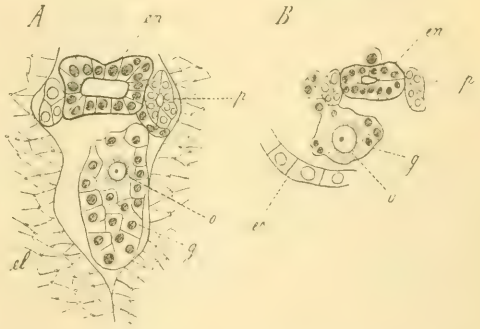


Fig. 842. Querschnitte durch zwei ganz junge Stolonen von Pyrosoma (nach Seeliger). *ec* Ectoderm, *el* Eläoblastgewebe des mütterlichen Körpers, *en* Entodermfortsatz, *g* Genitalstrang, *o* junge Eizelle, *p* Peribranchialröhren.

Jene Stelle des Ectoderms (Fig. 840 *ec*), gegen welche der Entodermfortsatz gerichtet ist, erscheint schon in den ersten Stadien

etwas verdickt. Die Bildung des eigentlichen Stolo beginnt nun mit einer Vorwölbung dieser Stelle, welche sich bald in eine Aussackung vergrössert. Der so entstandene zapfenförmige Fortsatz (Fig. 843 *A*) ist eben der Stolo, an dessen distaler Parthie sich bald durch quere Einschnürung einzelne Individuen abzugliedern beginnen (Fig. 843 *C*).

An Querschnitten durch junge, in der Bildung begriffene Stolonen (Fig. 842) erkennt man auch bereits zu beiden Seiten des Entodermfortsatzes die Anlagen der Peribranchialröhren (*p*). Woher diese Anlagen stammen, ist bisher noch nicht genau beobachtet. Da sie jedoch mit ihren distalen Enden in einem gewissen Zusammenhang mit dem Genitalstrang gefunden werden, so ist Seeliger geneigt, sie von dem letzteren abstammen zu lassen. Seeliger betrachtet demnach die Peribranchialröhren in den Knospen der Pyrosomen als mesodermale Gebilde, obwohl dieselben im Cyathozooid und in den vier ersten Ascidiozooiden unzweifelhaft dem Ectoderm entstammen.

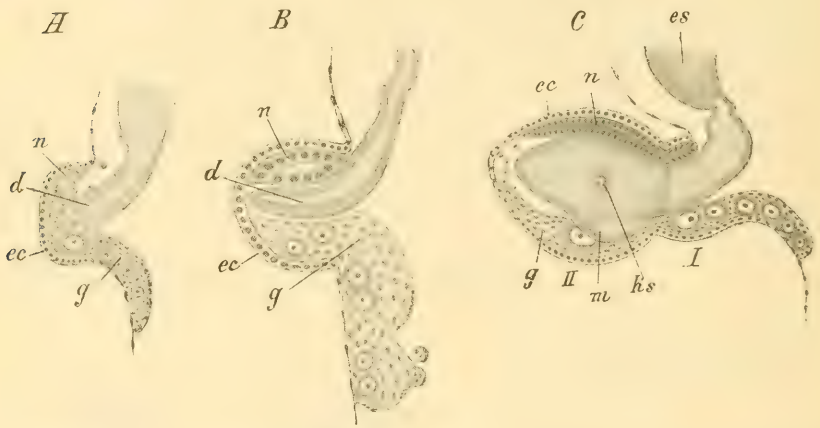


Fig. 843. Drei Entwicklungsstadien des Stolo prolifer von Pyrosoma (nach Seeliger).

In *C* ist bereits die Scheidung zweier Individuen (*I* und *II*) angedeutet.

d Entodermfortsatz, *ec* Ectoderm, *es* Endostyl des Mutterthieres, *g* Genitalstrang, *ks* erste Kiemenspalte, *m* Anlage des Darmkanals *s. str.*, *n* Anlage des Neuralrohrs.

Aber auch die Anlage des Nervenrohres des Knospenstockes soll nach Seeliger dem Genitalstrange entstammen. An ganz jungen Stolonen (Fig. 843 *A*) scheint sich nämlich das distale Ende des letzteren um die Spitze des Entodermfortsatzes herum an die obere Seite zu krümmen. (Die untere Seite des Stolos ist durch die Lage des Genitalstranges (*g*) gekennzeichnet.) Diese obere Parthie des Genitalstranges schnürt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung von dem Genitalstrang ab und wird nach Seeliger zur Anlage des Neuralrohres (*n* in Fig. 843 *C*). Sehr bald sieht man im Innern desselben ein Lumen auftreten.

Nach Seeliger stammen demnach nicht bloss die Geschlechtsorgane der Knospen, sondern auch die Peribranchialröhren, das Nervensystem und ein grosser Theil sämmtlicher mesodermaler Gebilde von dem Genitalstrange ab. Für Seeliger hat demnach jene Zellgruppe, welche wir einfach als Anlage des Genitalstranges bezeichneten, eine viel weiter

gehende Bedeutung für die Ausbildung des Stolo prolifer. Er bezeichnet sie deshalb auch als Keimstrang oder mesodermale Keimmasse.

Der Umstand, dass die Peribranchialröhren und das Neuralrohr nach den Beobachtungen von Seeliger bei den Knospen der Pyrosomen auf das Mesoderm zurückzuführen sind, muss uns in Erstaunen versetzen, wenn wir bedenken, dass diese Anlagen nicht bloss bei dem Cyathozooid, sondern auch bei den vier ersten Ascidiozooiden offenbar dem Ectoderm entstammen. Unwillkürlich ist man geneigt, bei der Deutung der uns bekannten ersten Entwicklungszustände des Stolo prolifer nach einer Möglichkeit zu suchen, durch welche die Entwicklung der später entstehenden Knospen mit der der vier ersten Ascidiozooide in Uebereinstimmung gebracht werden kann. Wenn wir beachten, dass der Stolo prolifer offenbar zurückgeführt werden muss auf den Rest jenes Verbindungsganges, durch welchen die benachbarten Ascidiozooide zusammenhängen (Fig. 783 *s*, pag. 1322. Fig. 840 *v*) und wenn wir uns erinnern, dass bei den vier primären Ascidiozooiden in diesen Verbindungsgängen ursprünglich auch die Peribranchialröhren enthalten sind, so werden wir zu der Vermuthung gebracht, ob nicht in jenen Verbindungsgängen nach erfolgter Abschnürung der den einzelnen Ascidiozooiden zukommenden Abschnitte der Peribranchialröhren noch Reste der Peribranchialröhren in Gestalt unscheinbarer Zellgruppen zurückbleiben, die leicht mit Mesodermzellen verwechselt werden können und aus denen sich dann die Peribranchialröhren der später zur Entwicklung kommenden Stolonen ableiten. Die Anlage aller später entstehenden Peribranchialröhren würde auf diese Weise auf die Peribranchialröhren des Cyathozooids zurückführbar sein. Ja, eine Erweiterung dieser Anschauungsweise würde in uns vielleicht die Vermuthung wachrufen dürfen, dass die Erklärung für die so vielfach sich widersprechenden Angaben über die Entstehung der Primärorgane im Stolo prolifer der verschiedenen Tunicatengruppen darin zu suchen sei, dass im Stolo prolifer keines der Primärorgane neu angelegt wird, sondern dass dieselben sämmtlich auf die entsprechenden Organe des Embryos zurückzuführen seien, von denen sie sich abschnüren. Besonders sind es die für den Ventralstolo von Doliolum bekannt gewordenen Verhältnisse, welche geeignet sind, diese Vermuthung zu unterstützen.

Man möchte wohl vielleicht geneigt sein, die Peribranchialröhren der Pyrosomaknospen mit den oben erwähnten sog. Mesodermsträngen des Stolos in genetische Beziehung zu bringen. Nach dem, was uns durch Salensky (No. 74) über die erste Entstehung der genannten Stränge bekannt geworden ist, scheint uns eine solche Annahme unwahrscheinlich, und wir möchten eher geneigt sein, die Mesodermgebilde der Knospen von diesen Mesodermsträngen herzuleiten.

Nach vollständiger Ausbildung des Stolo zeigt derselbe im Querschnitte (Fig. 844) das typische (auch bei den Salpen wiederkehrende) Bild. Das Entodermrohr (*en*) erscheint im Querschnitte kreuzförmig, indem zwei nach oben reichende Schenkel die Endostylfalte umfassen, während die zwei nach unten ziehenden Aussackungen bereits jetzt als Anlage des Darmkanals im engeren Sinne bezeichnet werden können. Die vier Ausbuchtungen des Entodermrohres umfassen ebensoviele Zellstränge, von denen drei bereits ein Lumen aufweisen. Der dorsale ist der Neuralstrang (*n*), die lateralen sind die Peribranchialröhren (*p*), während der ventrale Raum von dem Genitalstrang (*g*) eingenommen erscheint. In späteren Stadien erscheint durch Abrücken dieser Stränge von dem Entodermrohr die primäre Leibeshöhle (*l*) gebildet, während

das Mesoderm (*m*) in Form zerstreuter und mehr zusammenhängender Mesenchymzellen erscheint, welche nach Seeliger zum Theil auf den Genitalstrang zurückgeführt werden müssen (vgl. Fig. 842 *B*, *g*).

Die Trennung des Stolos in einzelne Individuen erfolgt durch quere Einschnürungen (Fig. 843 *C*). Dabei werden die Peribranchialröhren, das Neuralrohr und der Genitalstrang vollkommen durchgeschnürt. Länger erhält sich der Zusammenhang des Darmrohres, indem bereits hochentwickelte Knospen noch mit der Darmanlage der nächstfolgenden Knospe in Zusammenhang stehen (Fig. 840 *v*). Das distale Individuum des Stolos ist immer in der Entwicklung am weitesten vorgeschritten (vgl. auch Fig. 854). Wenn an dem Stolo durch Einschnürung fünf Individuen markirt sind, so erscheint das distale Individuum bereits reif zur Abschnürung. Daher kommen niemals mehr als 5 Individuen an einer Kette zur Beobachtung.

Weitere Entwicklung der Knospen.

In gleicher Weise, wie wir dies oben (pag. 1327) für die Entwicklung der vier primären Ascidiozooide betont haben, ist auch hier hervorzuheben, dass die Längsaxe des Stolos nicht mit der späteren Längsaxe der sich entwickelnden Knospen zusammenfällt, vielmehr zu derselben senkrecht gestellt erscheint (Fig. 840, 854). Die Längsaxe der einzelnen Stolosegmente wandelt sich in die Dorsoventralaxe der ausgebildeten Knospen um. Zur späteren Längsaxe des Körpers wird jene Axe, welche senkrecht auf die Längsaxe des Stolos von der Neuralseite zur Genitalstrangseite gezogen gedacht werden kann. Die Enden dieser Axe sind durch die Anlagen der Ingestionsöffnung und Egestionsöffnung gekennzeichnet.

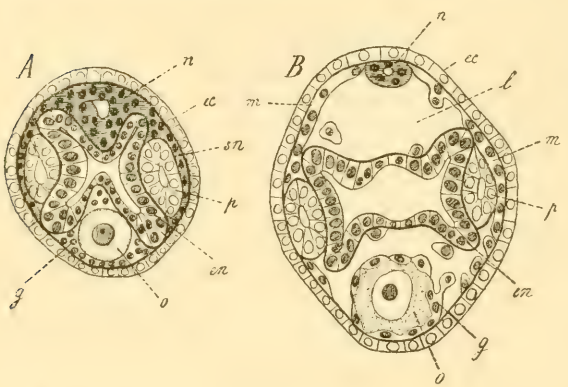


Fig. 844. Zwei Querschnitte durch den Stolo von Pyrosoma (nach Seeliger).

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *l* Leibeshöhle, *m* Mesoderm, *n* Neuralrohr, *o* junge Eizelle, *p* Peribranchialröhren, *sn* Anlage der Seitennerven.

Aus dem Ectoderm des Stolos entwickelt sich die **äussere Haut** der Knospen, welche an ihrer Oberfläche den Cellulosemantel abscheidet. Diese Abscheidung soll nach Seeliger hier in gleicher Weise, wie bei den übrigen Tunicaten (nach Semper, Hertwig u. A.) vor sich gehen. Wenn daher Salensky betont, dass die erste Anlage des Cellulosemantels von dem Cyathozooid geliefert wird, während die vier primären Ascidiozooide sich zunächst an der Abscheidung der Cellulosesubstanz nicht betheiligen, so ist damit nur ein für die ersten Entwicklungsstadien giltiges Verhalten gekennzeichnet. Die weitere Vergrösserung der gemeinsamen Cellulosehülle geht von den Ascidiozooiden aus.

Als einfache grübchenförmige Ectodermeinstülpungen werden die **Ingestions-** (Fig. 840, 846 *i*) und **Egestionsöffnung** angelegt. Diese Einstülpungen verschmelzen mit der Wand des Kiemendarmes resp. der Cloakenhöhle, und an dieser Stelle vollzieht sich später der Durchbruch der betreffenden Oeffnungen. Nahe der Stelle, an welcher der Durchbruch der Ingestionsöffnung sich vollzieht, entstehen vom Kiemendarme (also vom Entoderm) aus die ersten knospenförmigen Anlagen jenes Tentakelkranzes, welcher den Eingang des Kiemendarmes umgiebt (Fig. 840 *t*).

Aus dem Entodermsacke der Knospe geht zunächst der **Kiemendarm** hervor. Wie wir schon oben (pag. 1393) erwähnten, zeigt derselbe einen kreuzförmigen Querschnitt (Fig. 844), indem zwei nach oben gerichtete und zwei nach unten gerichtete Ausbuchtungen zu erkennen sind. Die nach oben gerichteten Ausbuchtungen sind durch eine mediane Einfaltung von einander getrennt, in welcher die erste Anlage des **Endostyls** zu erkennen ist (Fig. 846 *es*). Letztere vervollständigt sich später durch das Auftreten zweier lateraler Falten, während die mediane Einfaltung zum Grund der Endostylrinne wird. Die Verhältnisse entsprechen hier nach Joliet und Seeliger vollständig den oben (pag. 1326) für die vier primären Ascidiozooide geschilderten. Die Anlage des Endostyls nimmt ursprünglich die obere oder neurale Wand des Kiemendarmes ein. Ihr proximales Ende entspricht dem späteren Vorderende. Die Endostylanlage geht hier nach Joliet (ganz, wie oben pag. 1332) in jene merkwürdige, als **Diapharyngealband** bezeichnete provisorische Bildung über, welche sich unter der Anlage der Ingestionsöffnung gegen das Ganglion hinzieht.

Die beiden unteren Ausbuchtungen, welche der Querschnitt des Kiemendarmes erkennen lässt, stellen die Anlage des **Darmkanals** im engeren Sinne dar. Diese beiden Schenkel communiciren am distalen Ende der Knospe mit einander. Die Anlage, welche sich bald vom Kiemendarm abschnürt, ist demnach eine hufeisenförmige. Der rechte Schenkel bleibt mit dem Kiemendarme in Verbindung und wandelt sich in Oesophagus und Magen um, während der linke Schenkel in den blindgeschlossenen Hinterdarm übergeht, der sich erst später in die Cloakenhöhle öffnet (vgl. Fig. 840). Die Schilderungen Seeliger's lassen eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den oben (pag. 1328) angeführten Salensky's erkennen. Die als Ausstülpung sich anlegende darmumspinnende Drüse entsteht an der Grenze zwischen Magen und Hinterdarm.

Die Seitenwände des Kiemendarmes werden von den **Kiemenspalten** eingenommen. Dieselben entstehen als anfangs (Fig. 843 *C*, *ks*) rundliche Durchbrechungen der sich berührenden Wände des Entodermsackes und der Peribranchialsäcke (*p* in Fig. 845). Sehr bald nehmen die Kiemenspalten eine langgestreckte Gestalt an (Fig. 846). Es entwickeln sich sodann die hierauf senkrecht gestellten, inneren Einfaltungen (Fig. 840 *lf*) des Kiemensackes (die sog. Längsbalken). Da der Durchbruch der Kiemenspalten vorwiegend in Folge einer Ausbuchtung des Entodermsackes zu Stande kommt, so erscheinen die Kiemenspalten selbst noch von Entoderm ausgekleidet.

Indem die beiden Peribranchialsäcke, welche sich schon frühzeitig von denen der nächst jüngeren Knospe abgeschnürt haben, an der unteren Seite des Stolos gegen einander wachsen und mit einander verschmelzen, kommt die unpaare **Cloakenhöhle** zur Ausbildung (Fig. 840 *kl*, 846 *cl*).

Schliesslich entwickeln sich die als **Rückenzapfen** bezeichneten Auswüchse der Dorsalwand des Kiemendarmes (Fig. 840 *rz*).

Die Anlage des **Centralnervensystems** erscheint anfangs als ein die ganze Länge der oberen Seite des entsprechenden Stolosegmentes einnehmendes Rohr (Fig. 843 *n*), von welchem sich später jedoch nur die proximale Parthie zu einer umfangreicheren Blase ausbildet, während der distale dünnere Theil des Nervenrohres später verschwindet. Sehr frühzeitig (Fig. 844 *A*, *sn*) bemerkt man zwei seitliche Auswüchse (Fig. 846, 845 *s*) der proximalen Parthie des Neuralrohres, welche sich bald zu hohlen Fortsätzen umbilden, die das Darmrohr umgreifen und sich an der unteren Seite desselben vereinigen. Es sind dies die Anlagen der sog. Seitennerven. Eine Wucherung der Zellen an der dorsalen Wand der Gehirnblase liefert die Anlage des eigentlichen Ganglions, von welchem später die zu soliden Strängen mit terminaler Ganglienanschwellung umgebildeten, längs der Dorsalfläche des ausgebildeten Individuums nach hinten verlaufenden Seitennerven entspringen. Der Rest der Gehirnblase gewinnt eine nach der Ingestionsöffnung zu gerichtete Einmündung in den Kiemendarm und wandelt sich so in die Flimmergrube (Fig. 840 *fg*) um. Aus dem hinteren blinden Ende dieses Rohres geht die sog. Hypophysisdrüse (subganglionärer Körper) hervor.

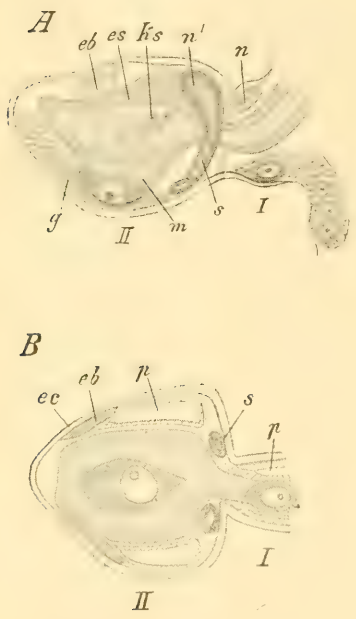


Fig. 845. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage zweier Individuen, *I* und *II* (nach Seeliger).

A Seitenansicht, *B* von der Seite des Genitalstrangs aus gesehen, der Genitalstrang ist nur durch die jungen Eizellen gekennzeichnet.

eb Eläoblastanlage, *ec* Ectoderm, *es* Endostylanlage, *g* Genitalstrang, *ks* Kiemenspalten, *m* Anlage des Darmes, *n* Nervensystem von Individuum *I*, *n'* Nervensystem von Individuum *II*, *p* Peribranchialröhren, *s* Anlage der Seitennerven, in *B* im Querschnitte gesehen.

Schon frühzeitig kann man in der primären Leibeshöhle des Stolos einzelne Mesenchymzellen (vgl. Fig. 844) antreffen. Seeliger führt dieselben zum grössten Theile auf selbstständig gewordene Zellen des Genitalstranges zurück (Fig. 842 *B*). Diese Mesenchymzellen wandeln sich später zum Theil in Bindegewebszellen und Blutkörperchen um. Ein anderer Theil geht in die Bildung der sog. „linsenförmigen" und „länglichen Zellenhaufen" auf. Die länglichen, der Dorsalregion angehörigen Zellenhaufen (Fig. 840 *dm*) scheinen zur Bildung von Blutzellen in Beziehung zu stehen. Die Zellen der linsenförmigen Zellenhaufen (Fig. 840 *lm*) dagegen enthalten in späteren Stadien zahlreiche Fettablagerungen in ihrem Protoplasma. Auch der **Eläoblast** (Fig. 845, 846, 840 *eb*) entsteht aus einer anfangs paarigen Ansammlung von Mesenchymzellen, dicht unter dem Ectoderm im distalen Abschnitte des betreffenden Stolosegmentes. Später vereinigen sich die beiden Hälften der Eläoblastanlage an der oberen und unteren Fläche

mit einander, so dass nun ein vollständiger Ring gebildet erscheint, welcher bald durch Einlagerung von Nährmaterial die Charaktere des typischen Eläoblastgewebes gewinnt.

Auch die **Muskulatur**, welche sich bei Pyrosoma auf einige spärliche, die Egestions- und Ingestionsöffnung umziehende und in der äusseren Wand der Peribranchialhöhle gelegene Stränge reducirt, entstammt den Mesenchymzellen, welche sich zunächst zur Bildung von Zellsträngen aneinanderlegen, in deren Peripherie zuerst die Fibrillen contractiler Substanz angelegt werden. Indem diese Fibrillen mächtiger anwachsen, werden sie bandförmig. Sie erscheinen dann im Querschnitte in radiärer Anordnung, während das Centrum des Muskelbündels von den Resten der Zellen und den entsprechenden Kernen eingenommen ist.

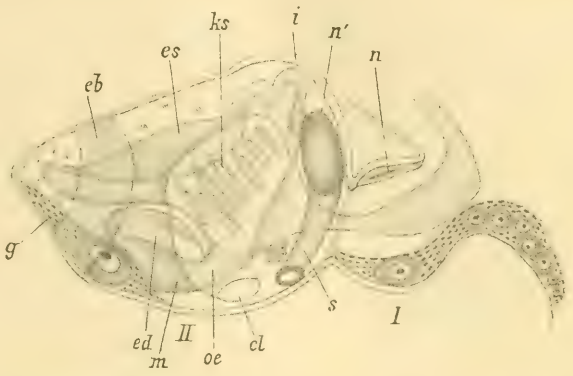


Fig. 846. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage von zwei Individuen, *I* und *II* (nach Seeliger).
cl Cloake, *eb* Eläoblast, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *g* Genitalstrang, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Neuralrohr von Individuum *I*, *n'* Ganglionanlage von Individuum *II*, *oe* Oesophagus, *s* Seitennerven.

Auch die erste Anlage des **Pericardialsäckchens** wird von Seeliger auf eine kleine Gruppe von Mesenchymzellen zurückgeführt, welche unterhalb der rechten Peribranchialröhre an deren distalem Ende zu erkennen ist. In dieser Zellengruppe (Fig. 847 *pc*) entsteht bald ein Hohlraum, die Pericardialhöhle; später entsteht die Anlage des Herzens (*hz*) durch Einstülpung der die Darmwand berührenden Wandparthie des Pericardialsäckchens (Fig. 848). Das Pericardialsäckchen liegt ursprünglich an der rechten Körperseite der Knospe. Später wandert es gegen die Medianebene und gelangt dabei an die Dorsalseite des Endostylfortsatzes (*hz* in Fig. 840). Es nimmt daher bei den Pyrosomen eine andere Lagerung ein, als bei den Ascidien, bei welchen — wie wir oben (pag. 1295) geschildert haben — das Herz an der Ventralseite des Endostylfortsatzes (Epicardium) derart gelagert erscheint, dass die Epicardiallamelle den dorsalen Abschluss des Herzrohres bewerkstelligen kann.

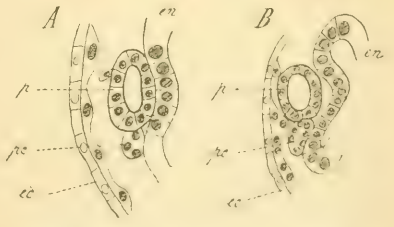


Fig. 847. Zwei frühe Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma (nach Seeliger).
en Entoderm (Wand der Darmanlage), *ec* Ectoderm, *p* Peribranchialsack, *pc* Anlage des Pericardialsäckchens.

Aus dem Genitalstrang jeder Knospe (Fig. 846 *g*) geht die Anlage der **Geschlechtsorgane** des Individuums und der Genitalstrang des von diesem Individuum producirten Stolos hervor. Frühzeitig kann man an dem Genitalstrang eine distale und proximale Parthie unterscheiden. Die distale, von dem Eläoblast (*eb*) umschlossene Parthie trennt sich ab und wird später zum Genitalstrang des Stolos. In der proximalen Parthie, welche die Anlage der Geschlechtsorgane darstellt, liegt die Eizelle, umgeben von kleineren indifferenten Zellen, aus denen Follikelepithel hervorgeht. Ein Zellenhaufen, welcher dem Follikelepithel anhaftet und proximalwärts und links von der Eizelle gelegen ist, stellt die Anlage des Hodens dar (Fig. 840 *h*). An der jungen Hodenanlage kann man eine oberflächliche, epithelartige Lage von Zellen und eine centrale, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Masse unterscheiden. Der Samenleiter bildet sich als Auswuchs der peripheren, epithelialen Lage. In ähnlicher Weise entsteht an dem Eifollikel der Oviduct. Beide münden in die Cloake. In späteren Stadien nimmt die Hodenanlage eine gelappte Gestalt an. Gelegentlich kommen in dem Eifollikel zwei Eizellen, eine grössere und eine kleinere, zur Beobachtung. Letztere scheint später zu Grunde zu gehen, so dass normaler Weise bei den Pyrosomen, wie bei den Salpen, jedes Individuum nur ein Ei zur Reife bringt.

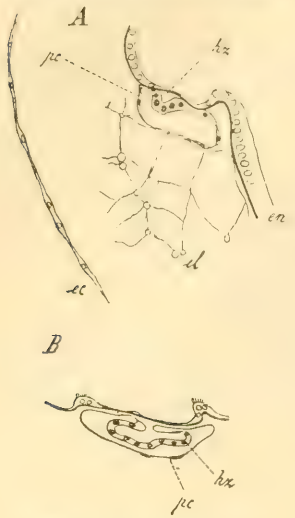


Fig. 848. Zwei spätere Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma (nach Seeliger).

ec Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (Darmwand), *pc* Pericardialsäckchen, *hz* Herzanlage.

4. Salpen.

Die Knospung der Salpen hat bereits frühzeitig und vielfach die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Während wir den Untersuchungen von Eschricht, Huxley (No. 95), Leuckart (No. 98) und Vogt die ersten Grundlagen unserer Kenntnisse verdanken, wurde der Knospungsprocess später an der Hand der Schnittmethode durch Kowalevsky (No. 96), Todaro (No. 107), Salensky (No. 101 und 102), Seeliger (No. 105) und Brooks (No. 92) untersucht. Immerhin sind unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Knospen bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse gelangt. Es ist das Verdienst von Brooks, die Salpenknospung auf das Schema der bei den Pyrosomen zu beobachtenden Vorgänge zurückgeführt zu haben, indem er darauf hinwies, dass die zweireihige Anordnung der Knospen an dem Salpenstolo das Resultat einer seitlichen Verschiebung und gleichzeitigen Rotation der Knospen um ihre Längsaxe ist. Da die letztere bei den Untersuchungen der übrigen Autoren nicht berücksichtigt wurde, so erscheinen die Angaben derselben hinsichtlich der Entstehung der Organe in den Knospen vielfach in Frage gestellt.

Die Knospen der Salpen entstehen an einem Stolo prolifer (Fig. 849 *st*), welcher dem der Pyrosomen durchaus homolog erachtet werden muss.

Derselbe ist bereits an älteren Salpenembryonen (Fig. 803 *st*, 811 *B*, *s*) als ein zapfenförmiger Auswuchs zu erkennen, welcher an dem hinteren Ende des Endostyls, zwischen diesem und dem Oesophaguseingang hervorsprosst und etwas an der linken Körperseite gelegen ist. Wenn der Stolo zu einem längeren Zapfen auswächst, so erscheint derselbe in dem Cellulosemantel der solitären Salpe eingebettet. Es entwickelt sich jedoch in der Mantelsubstanz eine den Stolo aufnehmende Höhle (Fig 849 *h*), welche schliesslich nach aussen durchbricht (*o*), so dass das distale Ende des Stolos, von welchem die reifen Knospen abgeschnürt werden, frei nach aussen vorragt. Der Stolo zeigt bei den einzelnen Salpenarten verschiedene Lagebeziehungen. So verläuft er bei S. pinnata, affinis und dolichosoma mehr oder weniger gerade gestreckt an der Bauchseite des Körpers nach vorne. Bei S. runcinata-fusiformis und costata-Thilesii verläuft er anfangs an der Ventralseite nach vorne, biegt aber dann um und läuft an der linken Seite des Nucleus nach hinten, um erst hinter demselben nach aussen zu treten. Bei S. democratica-mucronata, scutigera-confederata und cordiformis-zonaria erscheint der Stolo spiralig um den Nucleus herumgewunden (Fig. 849).

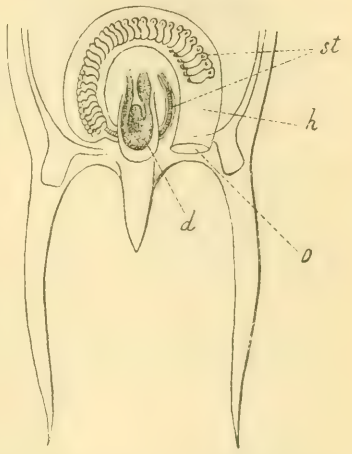


Fig. 849. Hinteres Körperende der Solitärform von Salpa democratica-mucronata, von der Rückenseite (nach Leuckart).
d Darmkanal, *h* Bruthöhle, *o* Oeffnung derselben, *st* Stolo prolifer.

Die Entstehung der einzelnen Individuen (Knospen) vollzieht sich auch hier, wie bei den Pyrosomen, durch das Auftreten querer Einschnürungen des Stolos. Während aber bei den Pyrosomen die einzelnen Theilstücke des Stolos ihre einreihige Anordnung beibehalten, erscheinen sie bei den Salpen durch secundäre Lageverschiebungen zweireihig gestellt. Es ist hierdurch ermöglicht, eine grosse Zahl von Knospen auf einen kurzen Abschnitt des Stolos zusammenzudrängen.

Bau und Entwicklung des Stolo prolifer.

Die jüngsten Stadien der Entwicklung des Stolos sind hauptsächlich durch Seeliger (No. 105) genauer bekannt geworden. Wie bereits erwähnt, ist der Stolo anfangs ein kleiner, zapfenförmiger Auswuchs an der linken Körperseite nahe dem hinteren Ende des Endostyls. Wir können an demselben drei Schichten: Ectoderm, Mesoderm und Entoderm, unterscheiden. Das Ectoderm des Stolos geht direct in das Ectoderm des Mutterthieres über. Das Entodermsäckchen des Stolos (Fig. 850 *en*) ist ein Divertikel der Athemhöhlenwand des Mutterthieres, welches dicht hinter dem Endostylende entspringt. Dieses Divertikel entspricht vollkommen der bei den übrigen Tunicaten als Entodermfortsatz, Endostylfortsatz oder Epicardialfortsatz bezeichneten Bildung. Zwischen dem Ectoderm und Entoderm des Stolos dehnt sich die primäre Leibeshöhle aus, welche mit der des Mutterthieres in directem Zusammenhange steht. In derselben finden wir eine den Entodermfortsatz

rings umhüllende Ansammlung von Mesodermzellen (*m*), welche nach Seeliger durch einfache Einwanderung von Mesenchymzellen des Mutterthieres zu Stande gekommen ist. Solche Mesenchymzellen (*mz*) finden sich an der Ursprungsstelle des Stolo in der Umgebung des Eläoblastgewebes in grösserer Menge angehäuft.

Während Seeliger das Mesoderm des Stolos durch Einwanderung einer grösseren Zahl von Mesenchymzellen zu Stande kommen lässt, sollte es nach Todaro (No. 107) durch Theilung gewisser grosser Keimzellen (germoblasti) entstehen, welche von der Placentarmembran (membrana germoblastica, vgl. oben pag. 1349) des ursprünglich gefurchten Eies, aus welchem die Solitärform hervorgeht, entstammen. Da nach Todaro die gesammten Knospen ausschliesslich aus den Abkömmlingen dieser Zelle entstehen sollten, während das Ectoderm und das Entoderm des Stolos an der Bildung der Knospen nicht theilnehmen, so war für Todaro die Entwicklung der Knospen auf eine Form der geschlechtlichen Fortpflanzung zurückgeführt. Todaro betrachtete die Knospen (Kettensalpen) als jüngere Geschwister der solitären Form.

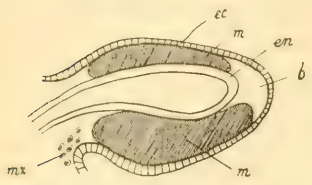


Fig. 850. Junges Entwicklungsstadium des Salpenstolos (nach Seeliger).
b Blutsinus, *ec* Ectoderm, *en* Entodermfortsatz, *m* Mesoderm, *mz* Mesenchymzellen.

Querschnitte durch ältere Stolonen (Fig. 851) zeigen ein von dem beschriebenen ziemlich abweichendes Bild, welches aber eine grosse Uebereinstimmung mit dem Pyrosomenstolo (vgl. Fig. 844 pag. 1394)

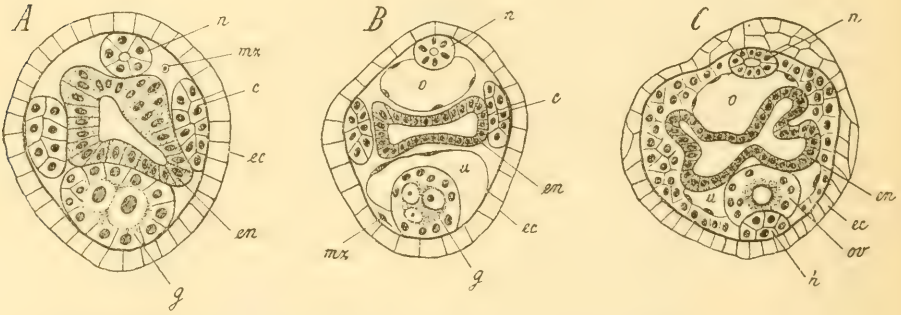


Fig. 851. Drei Querschnitte durch den Stolo von Salpa democratica-mucronata in aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung.
c Cloakenstränge, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang, *h* Hodenanlage, *mz* Mesenchymzellen, *n* Neuralrohr, *o* oberer Blutsinus, *ov* Ovarialanlage, *u* unterer Blutsinus.

aufweist. Wir erkennen, dass in der primären Leibeshöhle vier regelmässig angeordnete Stränge aufgetreten sind. Von diesen lässt der oberste, welchen wir als Neuralstrang oder Neuralrohr (Fig. 851 *n*) bezeichnen können, im Inneren ein deutliches Lumen erkennen. Auch die paarigen seitlichen Stränge (*c*) zeigen nach den Angaben der Autoren eine ähnliche, epithelartige Anordnung der Zellen um ein im Inneren gelegenes Lumen (Fig. 852 *c*), während Seeliger sich von dieser Anordnung nicht bestimmt überzeugen konnte. Er bezeichnet sie als Seitenstränge, während die älteren Autoren sie als Cloakenröhren zu bezeichnen pflegten. Sie entsprechen den Peribranchial-

röhren des Pyrosomenstolos. Der vierte, untere Strang (*g*) lässt frühzeitig in seinem Inneren junge Eizellen erkennen und muss als Genitalstrang bezeichnet werden. Ausserdem finden wir noch in der primären Leibeshöhle zerstreute Mesenchymzellen vor (Fig. 851 *mz*).

Spätere Entwicklungsstadien des Stolos (Fig. 851 *B* und *C*, 852) lassen in seinem Inneren noch zwei umfangreiche, mit Endothel ausgekleidete Blutbahnen erkennen, von denen die eine (*o*) über, die andere (*u*) unter dem Entodermrohr gelagert ist. Da das Entodermrohr nicht ganz bis an das distale Ende des Stolo heranreicht, so ist daselbst die Möglichkeit einer Communication zwischen beiden Blutbahnen gegeben. Hier tritt der Blutstrom, der in beiden Bahnen in entgegengesetzter Richtung verläuft, aus der einen Bahn in die andere über.

Ein weiteres constituirendes Element des Salpenstolos wird von Brooks (No. 92) angegeben. Brooks findet zu beiden Seiten des Stolos zwischen den Cloakenröhren und dem Ectoderm noch je ein Rohr, aus welchem nach Brooks das Muskelsystem der Salpen hervorgehen soll. Er bezeichnet diese Röhren als „Muscular Tubes“ (Fig. 852 *m*).

Mit der Entstehung der genannten sechs im Stolo längsverlaufenden Stränge sind die Anlagen der wichtigsten Organe der Knospen gegeben. Aus dem centralen Entodermrohr (*en*) geht die Anlage der Athemhöhle (Pharynx) und des Darmkanals hervor, aus dem Neuralrohr (*n*) das Ganglion und die Flimmergrube, aus den Cloakenröhren (*c*) die Cloakenhöhle, aus dem Genitalstrang (*g*) die Geschlechtsorgane, und aus den Muskelröhren (*m*) die Körpermuskulatur. Wenn später der Stolo durch das Auftreten querer Einschnürungen sich in einzelne Individuen (die Knospen) zu theilen beginnt, werden die längsverlaufenden Stränge in die den einzelnen Knospen zukommenden Segmente zertheilt. Während die vollkommene Trennung dieser Segmente am Neuralrohr, Genitalstrang, den Cloakenröhren und Muskelröhren schon in frühen Stadien eintritt, bleiben die Entoderm- und Ectodermabschnitte der einzelnen Knospen bis in späte Entwicklungsstadien durch verbindende Brücken (Fig. 855 *en*) unter einander in Zusammenhang.

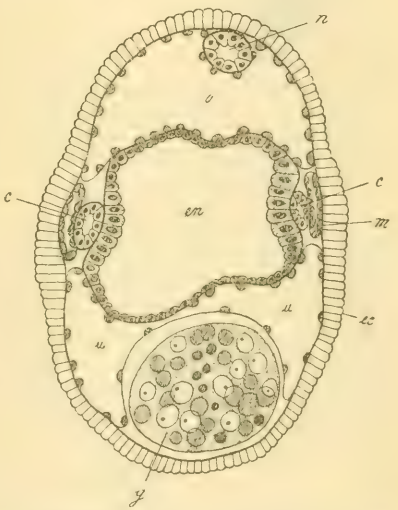


Fig. 852. Querschnitt durch einen jungen Salpenstolo (nach Brooks).

c Cloakenröhren, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang, *m* Muskelröhren, *n* Neuralrohr, *o* oberer und *u* unterer Blutsinus.

Auf welche Weise entstehen die genannten sechs, der primären Leibeshöhle eingelagerten Längsstränge? Wir sind hinsichtlich dieses Punktes noch einigermassen im Unklaren. Nach Seeliger sollten dieselben durch einfache Differenzirung aus der Mesodermmasse (Fig. 850 *m*) der ersten Stoloanlage hervorgehen. Bei dieser Zertheilung des Mesoderms in einzelne Längsstränge soll die Gestalt des Entodermrohres insofern von Einfluss sein, als dasselbe bald einen vierkantigen Querschnitt

(Fig. 851) erkennen lässt und durch das Herantreten der vorspringenden Kanten an das Ectoderm eine Zertheilung der Mesodermmasse in einen oberen, unteren und zwei Seitenstränge gefördert wird. Es würde dann das Neuralrohr und die Cloakenstränge aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen, eine Ansicht, welche aus allgemeinen Gesichtspunkten wenig wahrscheinlich ist. Wir können diesbezüglich auf das bei der Pyrosomenknospung Gesagte (pag. 1393) verweisen. Andere Autoren haben wenigstens hinsichtlich der Cloakenstränge eine andere Art der Entstehung angegeben. So sollten dieselben nach Kowalevsky als selbstständige Auswüchse aus dem Cloakenabschnitte des Mutterthieres hervorgehen, während Salensky sie aus dem Pericardialsäckchen des Solitärindividuums hervorsprossen lässt. Möglicher Weise liegt der Beobachtung Salensky's eine Verwechslung mit den Muskelröhren Brooks' zu Grunde. Immerhin lassen uns diese Beobachtungen die Möglichkeit offen, dass ein Theil der Längsstränge des Salpenstolos durch directes Auswachsen aus den entsprechenden Organsystemen des Mutterthieres hervorgeht. Für das Neuralrohr dagegen möchte wohl eine selbstständige Entstehung aus dem Ectoderm des Stolos als wahrscheinlich zu bezeichnen sein. Es muss erwähnt werden, dass die Beobachtung dieser Entwicklungsvorgänge am Stolo mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden ist.

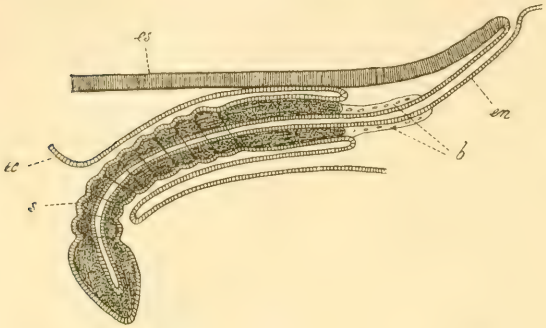


Fig. 853. Stolo prolifer einer Salpe (nach (Todaro).

b Blutgefässe des Stolo, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr des Stolo, *es* Endostyl des mütterlichen Individuums (Solitärform), *s* Stolo.

Entwicklung der Knospen am Stolo.

Wie wir schon oben (pag. 1399) angedeutet haben, entstehen die einzelnen Knospen aus dem Stolo durch das Auftreten querer Ein-

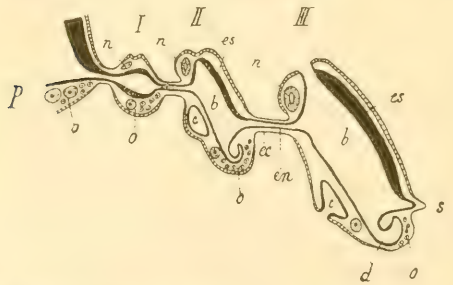


Fig. 854. Schematischer Längsschnitt durch einen Pyrosomastolo (entworfen von Brooks im Anschlusse an Huxley und Kowalevsky).

P Mütterliches Individuum, *I*, *II*, *III* erstes, zweites, drittes Knospenindividuum, *b* Athemhöhle, *c* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm des Verbindungsstranges, *en* Entoderm desselben, *es* Endostyl, *n* Nervensystem, *o* Segmente des Genitalstranges, *s* junger Stolo des Individuums *III*.

schnürungen (Fig. 853). Der Stolo wird auf diese Weise durch eine Art von Quertheilung in eine Reihe hinter einander gelagerter Individuen

zertheilt, welche sich immer mächtiger entwickeln und durch die verengten Parthien des Stolos unter einander zusammenhängen. Die erste Entstehung der Knospen geht demnach bei den Salpen in ganz gleicher Weise vor sich, wie bei den Pyrosomen (vgl. Fig. 843 *C* und 840). Erst in späteren Stadien erleiden die Salpenknospen wichtige Lageveränderungen, durch welche die zweireihige Anordnung der Knospen des Salpenstolos hervorgebracht wird. Um uns über diese Lageveränderungen klar zu werden, müssen wir zunächst die Verhältnisse des Pyrosomenstolos nochmals ins Auge fassen (Fig. 854). Wie sich aus unserer ausführlicheren Schilderung (pag. 1390 ff.) ergiebt, sind die Individuen am Pyrosomenstolo in einer einzigen Reihe hinter einander angeordnet. Dabei zeigt jedes Individuum die gleiche Orientirung, wie sie das Mutterthier aufweist. Die Hämal- oder Ventralseite der Knospen (gekennzeichnet durch die Lage des Endostyls *es*) erscheint gegen das distale Ende des Stolos gerichtet. Die Dorsalseite oder Neuralseite der Knospen (durch die Lage des Ganglions, *n*, markirt) ist dem proximalen Stoloende zugekehrt. Die rechte Körperhälfte sämmtlicher Individuen des Stolos ist mit der rechten Seite des Mutterthieres übereinstimmend gelagert: die linke Körperhälfte

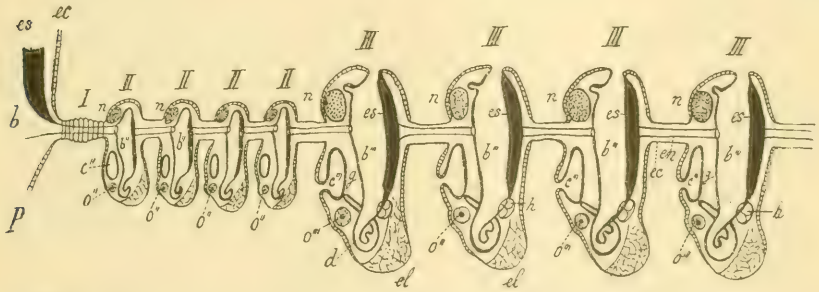


Fig. 855. Schematische Darstellung eines Salpenstolos, wie er erscheinen würde, wenn keine secundären Lageveränderungen der Individuen eintreten würden (nach Brooks).

P Solitärform (Mutterindividuum), *I* erster Satz von Individuen, *II* zweiter Satz, *III* dritter Satz von Individuen, *b*, *b''*, *b'''* Kiemenhöhle (Pharynx), *c''*, *c'''* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (der Verbindungsstränge), *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *n* Nervensystem, *o''*, *o'''* Ovarium.

der Knospen entspricht der linken Seite des Mutterthieres und ist aus der linken Hälfte des Stolos hervorgegangen, ebenso wie die rechte Körperhälfte der Knospen aus der rechten Hälfte des Stolos entstanden ist.

Würden nun die Individuen des Salpenstolos in der gleichen Lage verbleiben, wie die Individuen des Pyrosomastolos, so würde uns der Salpenstolo ein Bild darbieten, wie es in dem von Brooks entworfenen Schema der Fig. 855 dargestellt ist. Auch hier sind die Individuen noch in einer einzigen Reihe hinter einander angeordnet und in gleicher Weise orientirt, wie das Mutterthier. Die Medianebene des Stolos und sämmtlicher Individuen des Stolos fällt mit der Medianebene der solitären Form (*P*) zusammen. Die Unterschiede gegenüber dem Pyrosomenstolo bestehen dann nur in der grösseren Zahl der Individuen, welche aus dem Salpenstolo hervorgehen. Während der Pyrosomenstolo nur eine ganz beschränkte Zahl (bis fünf) von Individuen aufweist, besteht der Salpenstolo aus mehreren hinter einander folgenden Sätzen von Individuen,

von denen jeder Satz 50—100 Individuen aufweist, die sämmtlich auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen. Der am meisten distale Satz (*III*) ist der älteste und enthält die in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Individuen. (Unser Schema zeigt der Einfachheit halber jeden Satz nur aus 4 Individuen zusammengesetzt.) Uebrigens sind die einzelnen Sätze nicht scharf von einander getrennt. Es finden sich zwischen je zwei benachbarten Sätzen stets einige Individuen, welche nach der Höhe ihrer Entwicklung den Uebergang zwischen beiden Sätzen vermitteln. Auch zeigt sich besonders an den jüngeren Stadien, dass die distalen Individuen eines Satzes in der Entwicklung etwas weiter vorgeschritten sind, als die proximalen Individuen desselben Satzes.

In Wirklichkeit sind die Individuen an dem Salpenstolo in zwei Reihen alternirend gestellt (Fig. 856), und zwar derart, dass die gegenüberstehenden Individuen der beiden Reihen ihre Ventral-(Hämal-)seiten (*h*) einander zuwenden, während ihre Dorsal-(Neural-)seiten (*n*) nach aussen gerichtet erscheinen. Diese Verhältnisse sind in Fig. 862 an einem Querschnitte durch einen älteren Stoloabschnitt deutlich zu erkennen. Es ergiebt sich hieraus eine Anordnung der Individuen, wie sie durch das Schema der Fig. 856 dargestellt erscheint. Die Medianebene der Individuen fällt mit der Medianebene des Stolos nicht zusammen, sondern erscheint zu derselben senkrecht gerichtet. Diese zweireihige Anordnung der Knospen resultirt aus einer seitlichen Verschiebung der einzelnen Theilstücke des Stolos, indem dieselben abwechselnd nach rechts und links am Stolo zur Seite rücken. Gleichzeitig erleidet jede Knospe eine Rotation um ihre Längsaxe, welche 90° beträgt; daher kommt es, dass die Dorsalseite der Knospen, welche ursprünglich (vgl. Fig. 855) proximalwärts gerichtet war, sich nun gegen die Aussenseite des Stolos (Fig. 856) wendet, während die Ventralseite aus der ursprünglichen distalen Lage medialwärts gerichtet wird. Diese Rotation, auf welche Brooks hingewiesen hat, vollzieht sich nicht an dem ganzen Körper der Salpenknospen gleichzeitig, sondern das Hinterende der Knospen, an welchem der Eläoblast gelegen ist, erleidet diese Rotation früher, als das Vorderende. Wenn wir daher einen Längsschnitt durch einen Salpenstolo dieses Stadiums, welcher etwas schräg geführt ist, wie dies Fig. 857 darstellt, genauer studiren, so werden wir in der Lage sein, den Process dieser Lageveränderungen zu verfolgen. Der Längsschnitt durch den Stolo Fig. 857 hat die einzelnen in der Entwicklung begriffenen Knospen (Kettensalpen) quer getroffen. Da er etwas schräg geführt ist, erscheinen die einzelnen Individuen in verschiedenen Höhen quer durchschnitten. Wir sehen nun, dass die Individuen 16—21, von denen das Hinterende im Querschnitt getroffen erscheint, bereits die definitiven Lagebeziehungen erkennen lassen. Sie sind entschieden zweireihig angeordnet. Die Individuen der linken Reihe (16, 18, 20) zeigen ihre Dorsalseite nach links gerichtet, ihre Ventralseite dagegen ist der Mittellinie des Gesammtstolos zugekehrt. Die Individuen der rechten Reihe zeigen die entgegengesetzte Lagerung.

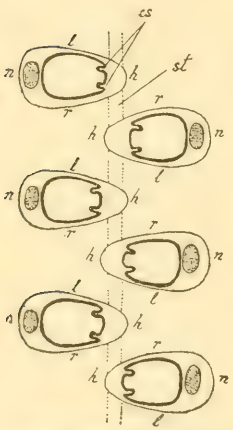


Fig. 856. Schema der Lagebeziehungen der Kettensalpen am Stolo.
es Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite der Knospen, *l* linke Seite, *n* Nervensystem und Neural- oder Dorsalseite, *r* rechte Seite, *st* Stolorest.

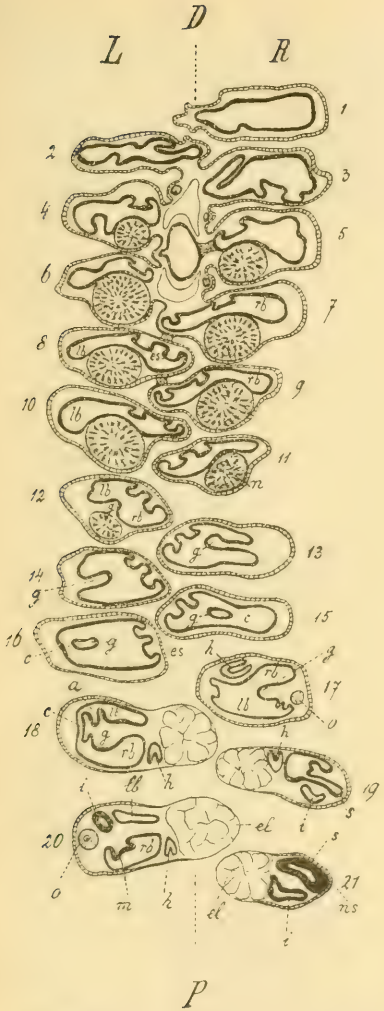


Fig. 857. Längsschnitt durch einen in der Entwicklung vorgeschrittenen Salpenstolo (nach Brooks). Die einzelnen Individuen sind quer getroffen. Der Längsschnitt verläuft etwas schief derart, dass die distalsten Individuen (1, 2 etc.) durch die vorderste Körperregion, die proximalsten Individuen (21, 20 etc.) durch die hinterste Körperregion getroffen erscheinen.

D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links.

a Afteröffnung, *c* Cloake, *el* Eläoblast, *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *hs* Hämalseite der Knospen, *i* Intestinum, *lb* linke Hälfte der Athemhöhle, *m* Mund (Eingang in den Oesophagus), *n* Nervensystem, *ns* Neuralseite der Knospen, *o* Ovarium, *rb* rechte Hälfte der Athemhöhle, *s* Magen.

Betrachten wir dagegen die Querschnitte jener Knospen, welche durch die vordere Körperhälfte getroffen sind (7—11), so zeigt sich, dass die zweireihige Anordnung hier noch nicht vollkommen zur Durchführung gekommen ist, indem die Individuen der linken Reihe etwas nach rechts, die der rechten Reihe etwas nach links übergreifen. Es zeigt sich auch die Rotation noch nicht vollkommen durchgeführt. Der Endostyl (*es* Individuum 8), welcher uns die Ventral-(Hämal-)seite markirt, ist noch distalwärts (*D*) gerichtet; die Neuralseite, durch die Lage des Ganglions (*n* Individuum 11) gekennzeichnet, hat noch einigermassen ihre gegen die Proximalseite (*P*) des Stolos gerichtete primäre Lagerung bei-

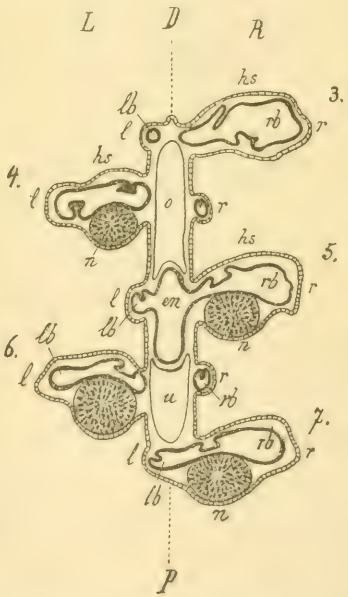


Fig. 858. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der Individuen 3—7 von Fig. 857 (nach Brooks).

D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links (in Bezug auf den Stolo).

en Entodermrohr des Stolos, *hs* Hämalseite der Knospen, *l* linke Seite der Knospen, *lb* linke Hälfte der Athemhöhle, *n* Nervensystem und Neuralseite der Knospen, *o* oberer Blutsinus im Stolo, *r* rechte Seite der Knospen, *rb* rechte Hälfte der Athemhöhle, *u* unterer Blutsinus im Stolo.

behalten. Man sieht an den hier vorliegenden Individuen auf das Deutlichste, wie die definitive biseriale Anordnung der Individuen des Salpenstolos auf die ursprüngliche monoseriale Anordnung, welche sich an dem Pyrosomenstolo erhalten hat, zurückzuführen ist.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse der Individuen 3—7 in Fig. 857, welche in Fig. 858 schematisch wiedergegeben sind. Es tritt an diesen das Verhältniss der Knospen zum Stolo deutlich hervor. Der Stolo selbst ist in einem Schrägschnitt getroffen, welcher zwischen

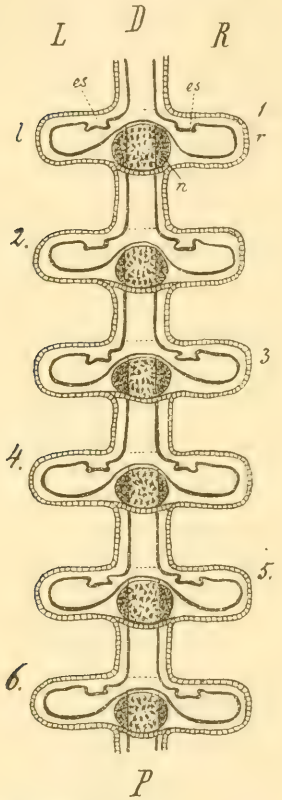


Fig. 859. Schematische Ansicht eines Salpenstolos, wie er erscheinen würde, wenn die Individuen keine secundäre Lageverschiebung erleiden würden (nach Brooks).

P proximal, *D* distal, *R* rechts, *L* links am Stolo, *r* und *l* rechte und linke Seite der einzelnen Individuen, *es* Endostylfalten, *n* Ganglion.

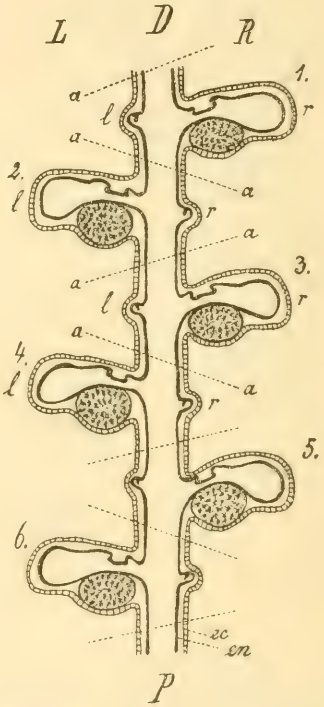


Fig. 860. Schematische Ansicht des Salpenstolos nach seitlicher Verschiebung der Knospen, gewonnen durch Wiederholung der Verhältnisse von Individuum 5 in Fig. 857 und 858.

P proximal, *D* distal, *R* rechts, *L* links, *r* und *l* rechte und linke Körperhälfte der Individuen, *a—a* Trennungslinien der einzelnen Individuen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Längsschnitt und Querschnitt die Mitte hält. Man erkennt das durchschnittene Entodermrohr des Stolos (*en*), vorne den oberen Blutsinus (*o*) und hinten den unteren (*u*, vergl. Fig. 851 und 852). Das Individuum 5 lässt den Zusammenhang der rechten (*rb*) und linken Hälfte der Athemhöhle (*lb*) mit dem Entodermrohr des Stolos (*en*) erkennen. Sämmtliche

übrige Individuen sind in einem anderen Horizonte getroffen. So schieben sich bei den Individuen 4 und 6 die beiden Blutsinusse zwischen die rechte und linke Hälfte der Athemhöhle ein.

Zur weiteren Veranschaulichung dieser Verhältnisse mögen die in Fig. 859 und 860 nach Brooks reproducirten Schemata dienen. Fig. 859 zeigt eine Obensicht oder Oralansicht eines Salpenstolos, wie derselbe erscheinen würde, wenn die primären Lagerungsverhältnisse der Knospen unverändert geblieben wären (vgl. Fig. 855). Es zeigt sich, dass die rechte Körperhälfte jeder Knospe aus der rechten Hälfte des Stolos, die linke Körperhälfte aus der linken Stoloseite entstanden ist. Fig. 860 zeigt die einzelnen Knospen alternirend zu den Seiten des Stolos abgerückt. Dieses Schema ist durch eine Wiederholung der Verhältnisse des Individuums 5 in Fig. 857 und 858 gewonnen. Die Knospen 1, 3 und 5 sind gegen die rechte, die Individuen 2, 4 und 6 gegen die linke Seite des Stolos gewandert. Die Rotation der Individuen dagegen ist hier noch nicht zu erkennen.

Ursprünglich sind also die Anlagen der einzelnen Individuen (Knospen) nichts Anderes als hinter einander gelagerte Segmente des Stolos, welche durch Querfurchen von einander abgesetzt erscheinen. Sehr frühzeitig lassen diese Querfurchen in der Ansicht des Stolos von oben oder unten einen nicht mehr rein queren, sondern einigermassen schrägen Verlauf erkennen (Fig. 861), und zwar erscheinen sie alternirend in entgegengesetzter Richtung schräg gestellt, derart, dass die 1., 3. und 5. etc. und andererseits die 2., 4., 6. etc. dieser Furchen parallel verlaufen. In dieser Schrägstellung der Furchen ist die erste Vorbereitung zur späteren biserialen Anordnung zu erkennen; sie ist der Ausdruck der seitlichen Verlagerung der Körpermasse der einzelnen Stolosegmente. Wenn dann in späteren Stadien die einzelnen Stolosegmente nach den Seiten auseinanderrücken, so gewinnt man den Eindruck, als wenn die Entstehung der Salpenknospen auf einem seitlichen Hervorwachsen aus dem Stolo beruhe. Thatsächlich tritt diese irrthümliche Auffassung in den älteren Arbeiten über Salpenknospung vielfach zu Tage. Erst Brooks (No. 92) hat die Entstehung der Knospen auf eine Quertheilung des Stolos zurückgeführt.

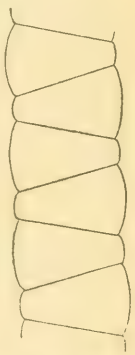


Fig. 861. Schematische Darstellung des Verlaufs der Querfurchen am Salpenstolo in der Ansicht von oben.

Je mehr die einzelnen Individuen seitlich abrücken, um so schärfer setzen sie sich auch von einander ab. Sie hängen dann an dem Ueberrest des Stolos, wie die Beeren an einer Traube (Fig. 862 *B*). Jener Ueberrest des Stolos (*st*) besteht aber aus nichts Anderem, als aus den hinter einander aufgereihten Verbindungssträngen (vgl. Fig. 860), durch welche die einzelnen Stolosegmente unter einander zusammenhängen. Diese Verbindungsstränge ziehen ursprünglich, wie aus der schematischen Fig. 859 hervorgeht, von der hämalen Seite jedes Individuums zu der Neuralseite der nächstgelegenen distalen Knospe. Sie inseriren sich ursprünglich in den mittleren Parthien des Knospenkörpers. In späteren Stadien, wenn die Knospen seitlich abgerückt und rotirt sind, stellen die Verbindungsstränge einen continuirlichen längsverlaufenden Strang dar, welchem die Knospen seitlich ansitzen. Die in diesem Strang verlaufenden Blutgefässe, nebst dem noch vorhandenen Entodermrohr, welches mit dem Kiemensack der einzelnen Knospen in

Communication steht, sind von Wichtigkeit für die Ernährung der Stoloindividuen. Man kann diesen längsverlaufenden Strang dann als Stolorest bezeichnen. Derselbe erleidet eine Lageveränderung gegenüber den Stoloindividuen, indem er immer mehr und mehr nach oben, also gegen die Ingestionsöffnung der Stoloindividuen, wandert (Fig. 862). Die Stoloindividuen sinken zu beiden Seiten des Stolorestes nach unten. Man kann diese Lageverschiebung besonders an den Ganglien deutlich verfolgen. Ursprünglich liegt das Neuralrohr des Stolos über dem Entodermrohr desselben, wie dies der Querschnitt Fig. 851 erkennen lässt. Folglich müssen die aus dem Neuralrohr hervorgegangenen Ganglien ursprünglich in der Medianlinie über den entodermalen Verbindungskanälen gelagert erscheinen, wie dies auch das schematische Bild Fig. 855 erkennen lässt.

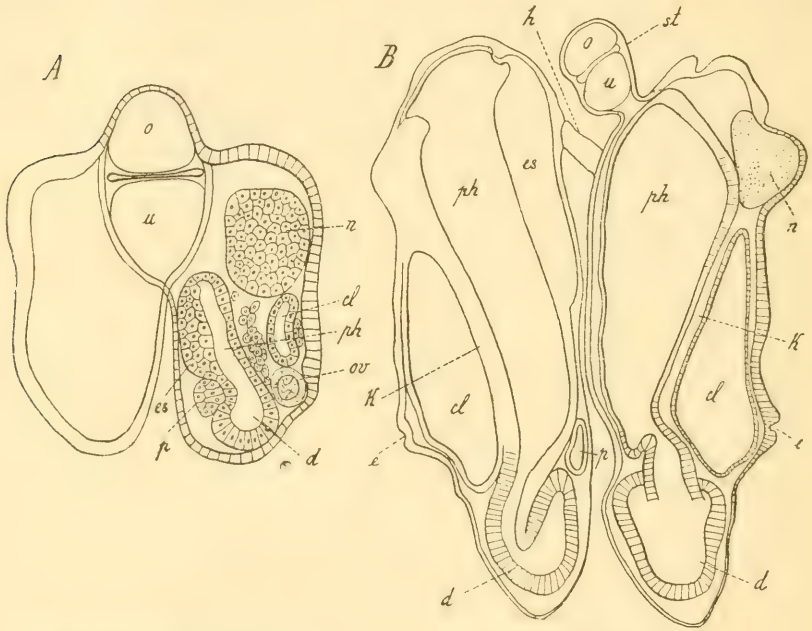


Fig. 862. Querschnitte durch einen Salpenstolo (nach Salensky).
A mit jüngeren, *B* mit älteren Knospen.
cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *h* Haftfortsatz, *k* Kieme, *n* Nervensystem, *o* oberer Blutsinus im Stolorest, *ov* Ovarium, *p* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynx, *st* Stolorest, *u* unterer Blutsinus im Stolorest.

Wenn später die Knospen seitlich abrücken, so sinken die Ganglien tiefer herab. Sie liegen dann zu den Seiten der entodermalen Verbindungskanäle, und zwar müsste dies auf dem Schema der Fig. 855 derart dargestellt werden, dass sie abwechselnd diese Verbindungskanäle für den Beschauer verdecken und von ihnen verdeckt werden. Später sinken die Ganglien und mit diesen die einzelnen Individuen noch weiter nach unten.

Durch das Absinken der Knospen nach unten zu beiden Seiten des Stolorestes löst sich eine Schwierigkeit, welche anscheinend für die Rotation der Knospen vorliegt. Es mag bei Betrachtung des Individuums 5 in Fig. 858 und noch mehr bei Betrachtung des Schemas Fig. 860 auffallen, auf welche Weise die in Individuum 5 auf der linken Seite ge-

legene Endostylfalte nach rechts herüberrücken kann, da sie doch von der rechten Körperhälfte durch das Entodermrohr des Stolos getrennt erscheint. Wir haben uns diese Verhältnisse durch das in Fig. 863 gegebene Schema zu verdeutlichen gesucht. Ursprünglich ziehen die Verbindungsstränge *a b*, aus denen sich der Stolorest zusammensetzt, von der neuralen Seite jedes Individuums zur Hämalseite des nächsten proximalen Individuums. Nach vollzogener Rotation müssten die Verbindungsstränge eigentlich einen zickzackförmigen Verlauf nehmen, wie dies in Fig. 863 *B* angedeutet ist. Später, wenn die Knospen nach unten absinken, rücken die Verbindungsstränge in die oberste, vorderste Region der Knospen, ganz nahe der Ingestionsöffnung, während die Endostylfalten nicht so weit nach vorne reichen (Fig. 863 *C*). Es existirt kein Hinderniss, welches im Wege stände, dass die einzelnen Verbindungsstränge sich zu einem einheitlichen Strange, dem Stolorest, vereinigen.

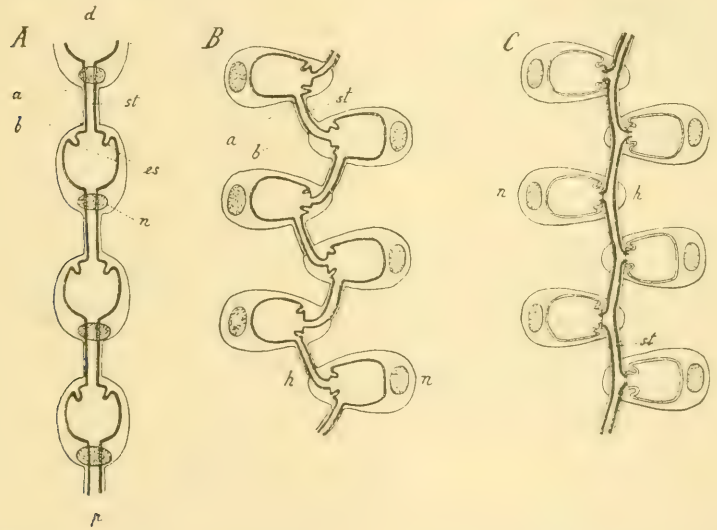


Fig. 863. Schema der Beziehungen der Verbindungsstränge *st* zu den Knospen am Salpenstolo.

A zeigt die Verhältnisse des Schemas Fig. 855 in der Ansicht von oben.

B Verhältnisse nach erfolgter Rotation der Knospen.

C Verhältnisse nach dem Absinken der Knospen.

a Distalende der Verbindungsstränge, *b* Proximalende derselben, *d* distal, *es* Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite, *n* Nervensystem und Neural- oder Dorsalseite, *p* proximal, *st* Verbindungsstränge.

Der Stolorest ist auch noch in späten Stadien von jenen beiden Hauptblutgefässen (Fig. 851, 862 *o* und *u*) durchzogen, welche dem Stolo von Anfang an zukamen. Die Wand dieser Gefässe wird von einer besonderen endothelialen Auskleidung gebildet. Diese Blutgefässe sind demnach gegen die Knospen vollkommen geschlossen. Das Gefässsystem der Knospen entsteht ganz unabhängig von denselben. Es findet sonach kein Uebertritt von Blut aus dem mütterlichen Körper in den Knospenkörper statt.

Wenn die Knospen vollkommen ausgebildet sind, so wird der Stolorest rückgebildet. Er zerfällt in Abschnitte, welche in die einzelnen

Knospen eingezogen und daselbst resorbirt werden. Der Zusammenhang der Knospen (Kettenindividuen), welcher ursprünglich durch den Stolo vermittelt wurde, wird jetzt durch eigene Hautfortsätze (sogenannte Haftfortsätze) aufrecht erhalten (Fig. 865 *hf*), welche als Hautausstülpungen angelegt werden. Diese Haftfortsätze sind hohl und enthalten in ihrem Inneren ein Blutgefäss. Man könnte sie den sogenannten Mantelgefässen der Ascidien vergleichen. Indem die Haftfortsätze zweier benachbarter Kettensalpen gegen einander wachsen und sich mit einander verbinden, kommt die definitive Art der Verkettung der Individuen zu Stande. Meist besitzt jede Kettensalpe 8 derartiger Haftfortsätze, welche in vier Längsreihen gestellt erscheinen. Zwei Längsreihen sind ventral und zwei lateral. Die lateralen Haftfortsätze dienen zur Befestigung an den seitlich benachbarten Individuen, während die ventralen die Verbindung mit den beiden gegenüberstehenden Kettensalpen herstellen, wie dies durch das Schema der Fig. 864 *A* angedeutet erscheint. Meist erscheinen die Salpen in der Kette nicht senkrecht, sondern etwas schräg gestellt, was dadurch zu Stande kommt, dass die Haftfortsätze an der rechten und linken Körperseite nicht in gleicher Höhe inserirt sind (Fig. 864 *B*). Diese Schrägheit kann in eine vollkommen liegende Stellung übergehen, so zum Beispiel bei S. fusiformis. Bei S. (Cyclosalpa) pinnata erscheinen die Kettensalpen zu einer Rosette angeordnet, indem von jedem Individuum nur ein einziger von der Ventralseite entspringender Haftfortsatz abgeht, welcher radiär gegen den Mittelpunkt der Rosette verläuft, wo die Haftfortsätze sämmtlich wie die Speichen eines Rades zusammentreffen. Eine derartige Anordnung der Kettenindividuen ist für das Genus Cyclosalpa charakteristisch [1]).

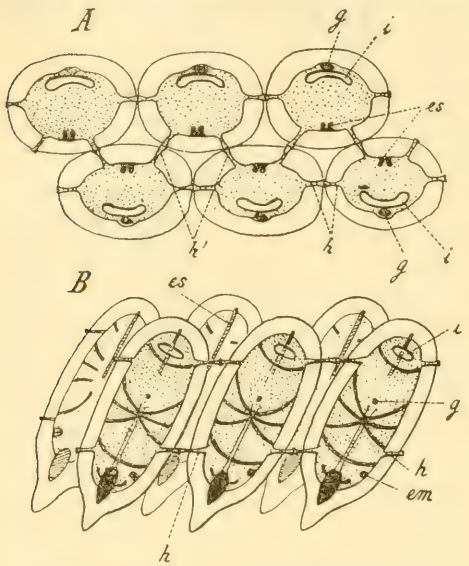


Fig. 864. Schematische Darstellung der Vereinigung der Kettensalpen unter einander.
A Ansicht der Kette von oben.
B Seitenansicht.
es Endostyl, *em* Embryo, *g* Ganglion, *h* laterale Haftfortsätze, *h'* ventrale Haftfortsätze, *i* Ingestionsöffnung.

Diese Vereinigung der Kettensalpen muss als Coloniebildung betrachtet werden. Während bei den Synascidien und Pyrosomen die durch Knospung entstandenen Individuen durch den gemeinsamen Cellulosemantel verbunden bleiben, geschieht die Verbindung der Kettensalpen durch besondere Haftorgane. Uebrigens ist diese Verbindung keine sehr innige. Wenn die Kette nach ihrer vollständigen Ausbildung durch die Oeffnung des sie bergenden Hohlraums im Cellulosemantel der Mutter geboren worden ist und sich von dem Stolo prolifer abgetrennt hat,

[1]) Vgl. bezüglich dieser Verhältnisse die Schilderungen von Leuckart No. 98.

zerreisst sie sehr leicht in einzelne, kleinere Stücke. Sehr häufig trennen sich einzelne Individuen von der Kette ab, um selbstständig weiter zu existiren.

Entwicklung der Organe der Knospen.

Wir haben uns in der vorhergehenden Auseinandersetzung, welche das Verhältniss der Knospen zum Stolo betrifft, vollständig an die kurze aber wichtige Mittheilung von Brooks (No. 92) angeschlossen. Für die Entwicklung der einzelnen Organe der Knospen, welche durch Umwandlung von Segmenten der im Stolo vorhandenen Längsstränge hervorgehen, sind hauptsächlich die Untersuchungen von Salensky (No. 101 und 102) und von Seeliger (No. 105) von Wichtigkeit geworden. Wenngleich diese Untersuchungen viel werthvolles Material für die Organogenese der Salpenknospen beibringen, so leiden sie doch, sobald wir uns auf den Boden der von Brooks vertretenen Auffassung stellen, unter dem Mangel, dass die Rotation, welche die Knospen um ihre Längsaxe erleiden und welche zuerst von Brooks erkannt wurde, keine Berücksichtigung erfahren hat. Es ist daher der Schilderung der früheren Entwicklungsstadien der Knospen eine irrthümliche, von den späteren Stadien entnommene Orientirung zu Grunde gelegt. Salensky und Seeliger lassen die Knospen einfach durch seitliches Auseinanderrücken der Stolosegmente entstehen. Für sie entwickelt sich der Rücken der Knospe aus der einen Seitenfläche des Stolos, während die Bauchseite der Knospe der entgegengesetzten Seite des Stolos entspricht. Für Brooks dagegen geht aus der rechten Stoloseite die rechte Körperhälfte der Knospen, aus der linken Stoloseite die linke Körperhälfte der Knospen hervor. Es ergiebt sich hieraus, dass die Angaben der älteren Autoren in Bezug auf die Organentwicklung einer durchgreifenden Revision unter Zugrundelage der Brooks'schen Orientirung bedürfen. Da eine solche bisher noch aussteht, so können wir über die Organogenese, welche wahrscheinlich mit der der Pyrosomaknospen grosse Uebereinstimmung zeigt, nur in ganz allgemeinen Zügen berichten.

Wir müssen nochmals darauf hinweisen, dass die erste Anlage der Knospen in einem queren Stolosegmente gegeben ist. Die proximalen Parthien dieses Segmentes werden zur Rückenseite der Knospe, die distalen zur Ventralseite derselben. Aus der oberen Region des Stolos entwickelt sich die vordere Körperparthie der Knospen, aus der unteren dagegen das Hinterende (vgl. das Schema Fig. 855). Die einzelnen Organe der Knospen bilden sich aus Abschnitten jener Röhren und Längsstränge, welche man an dem Querschnitte (Fig. 852) des Stolos unterscheiden kann.

Aus dem jedem Stolosegmente entsprechenden Abschnitte des centralen **Entodermrohres** geht zunächst der entodermale Theil der Athemhöhle (Pharynx der Knospe) hervor. Das Entodermrohr zeigt an Querschnitten durch den Stolo frühzeitig eine schmetterlingsähnliche Gestalt (Fig. 851 *C*), indem eine obere, eine untere und zwei seitliche Einbuchtungen zu erkennen sind. Später nimmt der Querschnitt des Entodermrohres die Form eines H an. Eine ähnliche Gestalt weist der Querschnitt an den Pyrosomenknospen (Fig. 844) auf. Dort stehen die beiden nach oben reichenden Schenkel dieser Bildung in Beziehung zur Ausbildung der Endostylfalten, während die nach unten sich erstreckenden Ausbuchtungen

die Darmschlinge liefern (vgl. pag. 1395). Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob hier ähnliche Verhältnisse obwalten. Auf jeden Fall zeigt sich die Anlage des Endostyls in paarigen, nach innen vorspringenden Falten, während die Darmschlinge (*d* in Fig. 855) aus dem unteren Ende des Entodermsäckchens hervorwächst.

Die **Cloake** der Knospen (Fig. 855 *c*) entsteht nach Brooks durch Vereinigung der paarigen Abschnitte der beiden Cloakenröhren. Das so entstandene, unpaare Cloakenbläschen nimmt sodann eine dorsale Lagerung in der hinteren Körperregion der Knospen ein. Indem in jener Scheidewand, welche zwischen der Cloakenhöhle und dem Pharynx sich ausdehnt, zwei seitliche Durchbrechungen auftreten, erscheinen die beiden Kiemenspalten angelegt, während die zwischen diesen Durchbrechungen bestehen bleibende Substanzbrücke die Anlage des **Kiemenbalkens** (Fig. 855 *g*) darstellt, dessen ventrale und seitliche Bekleidung dem Entoderm entstammt, während die Bekleidung der Dorsalseite von dem Epithel des Cloakenbläschens geliefert wird. Erst in späten Stadien brechen der Pharynxraum und der Cloakenraum nach aussen durch. Es werden auf diese Weise unter Betheiligung einer Ectodermeinstülpung die **Ingestions-** und **Egestionsöffnung** gebildet.

Nachdem das Neuralrohr in einzelne Segmente zerfallen ist, stellen die so entstandenen Anlagen des **Centralnervensystems** rundliche Bläschen von dicker Wandung dar. Diese Anlagen erscheinen in den jungen Knospen von ganz bedeutender Mächtigkeit (Fig. 857, 862 *n*). Später tritt das Ganglion an Masse mehr zurück. Die bläschenförmige Anlage, welche an der Dorsalseite der Knospe in der vorderen Körperregion gelegen ist, wird durch das Auftreten einer Querfurche in zwei Parthien zertheilt, welche anfangs noch mit einander zusammenhängen, später jedoch sich vollkommen trennen. Die vordere Parthie verbindet sich mit der entodermalen Wand der Athemhöhle. Indem ihr Lumen nach der Athemhöhle durchbricht, wandelt sie sich in die Anlage der Flimmergrube um. Die hintere Parthie stellt die Anlage des eigentlichen Ganglions dar. Das Lumen im Innern verschwindet. Es entwickelt sich eine periphere Schicht von Ganglienzellen und eine centrale Anhäufung von Leydig'scher Punktsubstanz. Bald wachsen auch die peripheren Nervenstränge aus. Ein dorsaler Auswuchs der Ganglienanlage stellt die Anlage der Augen dar, welche sich in den Knospen auf etwas andere Weise als im Embryo entwickeln. Vgl. hinsichtlich der Entwicklung der Augen Seeliger (No. 105) und M. Metcalf (No. 99 und 99 a).

Aus dem **Mesoderm** des Stolos, welches durch ein die primäre Leibeshöhle erfüllendes Mesenchym und durch die von Brooks angegebenen Muskelröhren repräsentirt ist, gehen das Bindegewebe, die Blutgefässe, das Pericardialsäckchen, der Eläoblast und die Körpermuskulatur hervor. Wir sind aber nicht in der Lage, über die Entstehung dieser Organe genauere Angaben zu machen. Aus den Muskelröhren entsteht nach Brooks die Körpermuskulatur. Man muss sich wohl vorstellen, dass die paarigen Segmente dieser Röhren sich zu beiden Seiten des Knospenkörpers ausbreiten und so seitliche Muskelplatten liefern, welche durch Fensterbildung in die einzelnen Muskelreifen zerfallen.

Die Anlage der **Geschlechtsorgane** ist in dem Genitalstrang (Fig. 851, 852 *g*) gegeben.

Wir haben schon oben (pag. 1401) gesehen, dass im Inneren desselben frühzeitig junge Eizellen zu erkennen sind. Dieselben werden ursprünglich in grösserer Zahl angelegt. Später werden viele dieser jungen Eizellen zerstört und scheinen als Nährmaterial für die zur Entwicklung kommenden Eier zu dienen. Wenn sich der Genitalstrang zum Zerfall in einzelne Segmente anschickt, ordnen sich die Eizellen derart an, dass in jedem Stolosegment nur eine Eizelle abgelagert wird. Die kleineren peripheren Zellen des Genitalstranges liefern den Eifollikel, den Oviduct und (nach Seeliger) wahrscheinlich auch die Anlage des Hodens. Schon frühzeitig kann man an Querschnitten durch den Stolo erkennen, dass sich von dem Genitalstrang in jedem Stolosegmente nach unten zu eine Zellgruppe abtrennt, welche wahrscheinlich als Anlage des Hodens zu deuten ist (Fig. 851 *C*, *h*). Die in der Umgebung der Eizelle angeordneten Zellen werden zur Anlage des Follikels, während eine Anhäufung dieser Zellen, welche sich an der oberen Seite des Genitalstrangs erkennen lässt, als Anlage des Eileiters zu betrachten ist.

Ursprünglich liegt die Anlage der Geschlechtsorgane an dem hintersten Ende jeder Knospe. Später rückt der Eifollikel an der Dorsalseite weiter nach vorne und liegt dann über der Darmschlinge in der dorsalen Mittellinie, von wo sich der Oviduct in S-förmiger Krümmung nach rechts wendet, um an der rechten Seite des Körpers sich mit dem Epithel des Cloakenabschnittes zu verbinden (Fig. 865 *ov* und *od*). Die Hodenanlage (*h*) verbleibt länger an dem hinteren Körperende und stellt eine uhrglasförmig gekrümmte Platte dar, welche das Hinterende der Darmschleife umgreift. Später zerfällt sie in die einzelnen Hodenschläuche, welche zu einem gemeinsamen Ausführungsgang zusammentreten, der zwischen Enddarm und Magen auf einer papillenförmigen Erhebung in die Cloake mündet (vgl. Salensky No. 101 und 102, Seeliger No. 105). Der Hoden kommt in den Kettensalpen verhältnissmässig sehr spät zur Entwicklung.

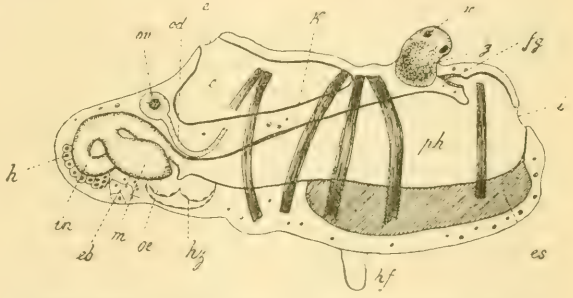


Fig. 865. Kettenform von Salpa democratica-mucronata aus dem distalen Abschnitte eines ganz alten Stolo prolifer (nach Seeliger).

c Cloake, *e* Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hodenanlage, *hf* Haftfortsatz, *hz* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *k* Kieme, *m* Magen, *oc* Auge, *od* Oviduct, *oe* Oesophagus, *ov* Eifollikel, *ph* Pharynx.

5. Zur Auffassung des Generationswechsels bei den Tunicaten.

Unter den Tunicaten weisen die Pyrosomen, Doliolum und die Salpen einen ausgeprägten Generationswechsel auf. Derselbe hat schon seit Langem die Aufmerksamkeit der Forscher erregt und zu den mannigfachsten Erklärungsversuchen Veranlassung gegeben. Wir schliessen

uns im Allgemeinen der von Leuckart (No. 98) begründeten und später von Claus (Grundz. d. Zool. 4. Aufl.) und Grobben (No. 79) vertretenen Auffassung an, dass der Generationswechsel bei den Tunicaten in Folge von Stockbildung durch Arbeitstheilung entstanden zu denken ist, indem wir den klaren Auseinandersetzungen Grobben's über dieses Thema folgen. Von neueren Behandlungen des letzteren sind auch die von Uljanin (No. 86) und Seeliger (No. 106) hervorzuheben.

Unter den Tunicaten weisen die Appendicularien, in welchen man die ursprünglichsten aller jetzt lebenden Tunicatenformen vermuthet hat, ausschliesslich hypogenetische Entwicklung auf. Wir werden hierdurch auf den Gedanken gebracht, dass die Fähigkeit, sich auf ungeschlechtliche Weise (durch Knospen) fortzupflanzen, erst in Folge der festsitzenden Lebensweise erworben wurde. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung findet sich ja bei festsitzenden Thieren so vielfach verbreitet. Man kann als Ursache hierfür mit Grobben anführen, dass der Ausfall der Locomotion ein grösseres Material von Körpersubstanz für die Zwecke der Fortpflanzung verfügbar machte und in Folge dessen eine neue Vermehrungsart in den Entwicklungscyclus aufgenommen werden konnte. Man kann aber auch hinzufügen, dass bei dem durch die festsitzende Lebensweise erschwerten Verkehr der Geschlechter unter einander die Fähigkeit, sich auf ungeschlechtliche Weise zu vermehren, von besonderer Wichtigkeit für die Erhaltung der Art sein musste.

Offenbar waren ursprünglich sämmtliche Individuen der betreffenden Art in gleicher Weise befähigt, sich sowohl auf geschlechtliche, als auch auf ungeschlechtliche Weise fortzupflanzen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung führte zur Stockbildung, da die Knospen nicht oder nur in unvollkommener Weise befähigt waren, sich vom Mutterthiere zu entfernen. So waren anfangs alle Individuen in der Lage, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung die Colonie, welcher sie angehörten, zu vergrössern, oder auf geschlechtlichem Wege neue Colonien zu begründen. Ein derartiges Verhalten findet sich z. B. bei den Ascidiozooiden von Pyrosoma, welche Stolonen produciren und Geschlechtsproducte zur Reife bringen.

Es muss als ein späteres, abgeleitetes Verhalten betrachtet werden, wenn sich diese beiden Aufgaben des Fortpflanzungsgeschäftes auf verschiedene Individuen der Colonie vertheilten, derart, dass die zuerst entstandenen Individuen einer Colonie sich ausschliesslich die Vergrösserung derselben durch Knospung angelegen sein liessen, während die später entstandenen Individuen zur Begründung neuer Colonien durch geschlechtliche Fortpflanzung schritten. Eine derartige Einrichtung, in welcher wir bereits die ersten Anfänge des Generationswechsels zu erblicken haben, findet sich bei den Synascidien. Es wurde bereits von Ganin im Anschlusse an Beobachtungen von Krohn festgestellt, dass hier die aus dem Ei sich entwickelnden Individuen, welche die Colonie begründen, sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, während die durch Knospung entstandenen Abkömmlinge dieser Individuen wieder Geschlechtsproducte hervorbringen.

Bei den Salpen nun finden wir dieses Verhältniss schärfer ausgeprägt und derart fixirt, dass eine regelmässige Aufeinanderfolge von zwei Generationen festgesetzt ist, von denen die eine sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem, die andere nur auf geschlechtlichem Wege fortpflanzt. Gleichzeitig lassen die beiden Generationen gewisse Verschiedenheiten ihrer Körpergestaltung erkennen. Grobben hat mit vollem Rechte

darauf hingewiesen, dass sich diese Verschiedenheiten aus den verschiedenen Lebensbedingungen und den verschiedenen Aufgaben, die den beiden Generationen zukommen, erklären lassen. Die Spitzen, welche am Hinterende der Amme von Salpa democratica-mucronata hervorragen (Fig. 849), dienen zum Schutze des daselbst befindlichen Stolo prolifer. Die Amme von S. democratica-mucronata besitzt um einen Muskelreifen mehr, als das Geschlechtsthier, weil durch das Vorhandensein des Stolo prolifer grössere Anforderungen an ihre locomotorischen Fähigkeiten gestellt werden. Andererseits lässt sich die Gestalt der Geschlechtsform (Kettenform) aus ihrer gedrängten Lage in der Kette erklären.

Es ergiebt sich aus dem Vorhergehenden, dass uns die Solitärform und sämmtliche von ihr producirte Kettenindividuen als Mitglieder einer und derselben Colonie erscheinen müssen. Die Solitärform (Amme) ist die Begründerin der Colonie, während die von ihr auf ungeschlechtlichem Wege producirten Kettenindividuen zur Begründung neuer Colonien Veranlassung geben, indem sie auf geschlechtlichem Wege neue Solitärformen hervorbringen.

Die heteromorphe Entwicklung der Individuen in der Salpencolonie erinnert an den Polymorphismus der Siphonophoren. Noch stärker als bei den Salpen kommt der Polymorphismus bei den Dolioliden zur Ausbildung, wo wir in der tonnenförmigen Amme, den Lateralsprossen und den Mediansprossen verschieden gestaltete Individuen eines und desselben Thierstockes zu erkennen haben (vgl. oben pag. 1311 und 1381).

Der Generationswechsel der Pyrosomen beruht in der Aufeinanderfolge von dem Cyathozooid und den Ascidiozooiden. Das Cyathozooid entspricht der Solitärform der Salpen, bleibt aber rudimentär. Seine Entwicklung ist nur auf das Embryonalleben beschränkt. Es pflanzt sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege fort. Dagegen haben die Ascidiozooide neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die Fähigkeit der Knospung bewahrt, daher in den Generationscyclus von Pyrosoma eine aus dem Ei hervorgegangene Generation (Cyathozooid) mit mehreren durch Knospung entstandenen Generationen (Ascidiozooiden) abwechselt.

Ueber den Generationswechsel der Dolioliden haben wir bereits oben (pag. 1381 ff.) ausführlich berichtet.

Der Generationswechsel der Tunicaten muss nach dem oben Gesagten von der Coloniebildung abgeleitet und mit Leuckart als ein Fall von Arbeitstheilung betrachtet werden. Es ergiebt sich hierbei nur die eine Schwierigkeit, zu erklären, in welcher Weise jene hypothetischen Tunicatenahnen, welche zur Festsetzung schritten, die Fähigkeit erworben haben, sich durch Knospung fortzupflanzen. Es ist schwer denkbar, wie eine Thierform, welche sich bisher ausschliesslich geschlechtlich fortpflanzte, dazu kam, Knospen zu produciren. Manche Verhältnisse deuten darauf hin, dass bei den Tunicaten die Knospung sich aus der Theilung entwickelt hat. Vor Allem muss die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Amaroecium eigentlich als Theilungsprocess betrachtet werden (vgl. oben pag. 1361). Wir werden also annehmen dürfen, dass die hypothetischen Tunicatenahnen sich zunächst neben der geschlechtlichen Vermehrung auch durch Theilung fortpflanzten und dass aus dieser Vermehrungsart sich später die Knospung und Stolonenbildung entwickelt hat.

Die Schwierigkeit, welche aus der Vorstellung erwächst, dass die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren, eine erst nach der Festsetzung erworbene sein sollte, haben Balfour (Handbuch d. vgl. Embr.)

und Uljanin (No. 86) dadurch zu beseitigen gesucht, dass sie diesen Process zunächst an den Embryonen auftreten lassen. Die Tunicaten hätten nach dieser Auffassung zunächst die Fähigkeit erworben, sich in den ersten Embryonalstadien zu theilen, wie dies beispielsweise bei Lumbricus trapezoides (pag. 186) der Fall ist. Erst secundär sei diese Fähigkeit aus den Embryonalstadien auf die ausgebildete Form übertragen worden. Wenn wir uns jedoch erinnern, welche weitgehende, regenerative Fähigkeiten den Tunicaten zukommen (vgl. oben pag. 1360), so werden wir kaum nöthig haben, auf diese Hypothese zu recurriren. Es liegt kein Grund gegen die Annahme vor, dass die Fähigkeit der Theilung von Anfang an auf die ausgebildete Form sich erstreckte, ja es war diese Fähigkeit möglicherweise von älteren Tunicatenahnen, welche noch pelagisch lebten, direct überkommen. Denn wenn auch der Umstand, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Appendicularien fehlt, darauf hinzudeuten scheint, dass dieselbe erst nach erfolgter Festsetzung erworben wurde, so haben wir doch keine Sicherheit nach dieser Richtung.

Seeliger, welcher dem Mesoderm eine hervorragende Rolle in der Ausbildung des Stolo prolifer und der Knospen zuschreibt, und welcher das Stolomesoderm wenigstens bei Pyrosoma von dem Geschlechtsapparat des Mutterthieres herleitet, glaubt in der Beschränkung der geschlechtlichen Fortpflanzung den Grund für die Entwicklung der Knospen sehen zu können, indem bei Entwicklung eines einzigen Eies das übrig bleibende Material des Eierstockes seine plastischen Fähigkeiten als Stolomesoderm zur Verwendung bringt. Immerhin bleibt auch bei einer derartigen Annahme die Art und Weise, auf welche die Knospung erworben wurde, in Dunkel gehüllt.

Es hat nicht wenig zur Verwirrung der Ansichten über den Generationswechsel der Tunicaten beigetragen, dass die Eizellen in den Knospen vielfach sehr frühzeitig zur Reife kommen. Wir können sie bereits im Genitalstrang des Pyrosomen- und Salpen-Stolos unterscheiden. Man hat daher vielfach die Ansicht ausgesprochen, dass das Ovarium eigentlich der Solitärform angehört und in die Kettenformen nur deponirt wird. Dieser Standpunkt, welcher besonders von Brooks (No. 88—91) vertreten wurde, erscheint nicht berechtigt. Wir schliessen uns hinsichtlich dieses Punktes den Ausführungen Seeliger's an. Das Ei mit seinem Follikel ist ebensogut ein Organ der Kettenform, wie sämmtliche übrigen Organe. Dass die Eizellen frühzeitig zur Differenzirung kommen, ist auf das Bestreben nach möglichster Beschleunigung der Geschlechtsreife zurückzuführen. Wir finden das Gleiche bei den Hydroiden, ja auch bei den parthenogenetischen Cladoceren und Aphiden, sowie bei den Dipteren (Polzellen).

Brooks betrachtete sämmtliche Ovarien der Kettensalpen zusammengenommen als die in den Stolo gerückte Keimdrüse der Solitärform. Für ihn ist die Solitärform nicht geschlechtslos, sondern ein Weibchen, während die Kettensalpen als Männchen aufzufassen seien, die durch Knospung an den Weibchen entstehen. Die Solitärform legt in jedes Männchen ein Ei ab, welches sich dann dort zu einem Weibchen entwickelt. Für Brooks reducirt sich demnach der Generationswechsel der Salpen auf eine Art von sexuellen Dimorphismus.

Wir haben schon oben (pag. 1400) erwähnt, dass Todaro, indem er die ganzen Knospen aus gewissen embryonalen Keimzellen (germoblasti) hervor-

gehen lässt und letztere direct auf Blastomeren des Embryos zurückführt, die Kettensalpen nicht als Abkömmlinge, sondern nur als die jüngeren Geschwister der Solitärform betrachtet. Streng genommen würde aber Todaro nur berechtigt gewesen sein, eine ungeschlechtliche Vermehrung des Embryos in frühen Stadien der Embryonalentwicklung anzunehmen.

Salensky (No. 74 und 102) führt den Generationswechsel der Tunicaten auf die Metamorphose zurück. Indem die Larven der Tunicaten die Fähigkeit erlangten, sich ungeschlechtlich fortzupflanzen, resp. indem diese Fähigkeit, welche ursprünglich den ausgebildeten Formen zukam, in die Larvenstadien verlegt wurde, war die Möglichkeit gegeben, die Reihe von Formumwandlungen, unter denen die Metamorphose einhergeht, auf mehrere Generationen auszubreiten. Es erklärt sich hieraus der Dimorphismus der Generationen. Für Salensky repräsentirt sonach die Solitärform ein Larvenstadium, und die Kettenform das ausgebildete Thier. Es muss dagegen angeführt werden, worauf bereits Leuckart (No. 98) hingewiesen hat, dass wir die Solitärform ganz ebenso wie die Kettenform als ein vollkommen ausgebildetes Individuum zu betrachten berechtigt sind.

III. Allgemeines über die Tunicaten.

Wenn wir es unternehmen, aus der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten Schlüsse allgemeinerer Natur abzuleiten, so fällt uns zunächst auf, wie geringe Uebereinstimmung unter den einzelnen Angaben über die Entwicklungsgeschichte dieser Formen besteht. Um hier nur einige Beispiele herauszugreifen, sei erwähnt, dass das Centralnervensystem bei den Larven der Ascidien auf eine Ectodermeinstülpung zurückgeführt wird; dagegen soll es bei den Knospen der Synascidien nach den Angaben von Kowalevsky, welche neuerdings wieder von Hjort (No. 59) bestätigt wurden, dem Entoderm der Knospe entstammen. Bei dem Cyathozooid von Pyrosoma und wahrscheinlich auch bei den vier ersten Ascidiozooiden wird es vom Ectoderm abgeleitet, während Seeliger es bei den später zur Entwicklung kommenden Ascidiozooiden, ebenso wie bei den Salpenknospen auf das Mesoderm zurückführt. Eine ähnliche Unsicherheit herrscht bezüglich der Entwicklung der Peribranchialräume und der Cloake. Bei den Larven der Ascidien sind wir noch im Ungewissen, inwieweit das Ectoderm und das Entoderm an ihrer Bildung sich betheiligen; jedenfalls entstammen sie aber an dem Cyathozooid von Pyrosoma ausschliesslich dem Ectoderm. Dagegen stimmen fast alle Autoren darin überein, dass die Peribranchialsäcke sich in den Knospen der Ascidien von dem centralen Entodermsäckchen abschnüren. Bei den Salpenknospen und den später entstehenden Ascidiozooiden von Pyrosoma führt Seeliger die Peribranchialröhren auf das Mesoderm zurück. Bei einer derartigen Divergenz der Angaben ist es schwer zu entscheiden, inwieweit dieselbe auf Beobachtungsirrthümer oder auf thatsächlich vorhandene Unterschiede zurückzuführen ist. Es fällt uns z. B. schwer, anzunehmen, dass die Knospen bei Pyrosoma sich durchaus in anderer Weise entwickeln sollen, als die Knospen der so nahe stehenden Synascidien. Wir müssen hier die Ergebnisse weiterer Untersuchungen abwarten, bevor wir ein endgültiges Urtheil fällen.

Auf jeden Fall müssen wir die Knospenentwicklung und die Embryonalentwicklung stets auseinanderhalten, da beide auf ganz ver-

schiedene Entwicklungsprincipien zurückzuführen sind. Im Embryo werden die Primärorgane aus einer ursprünglich indifferenten Masse von Blastomeren neu angelegt, während bei der Knospung, welche wir offenbar von der Theilung herzuleiten haben, Theilstücke der wichtigsten Primärorgane aus dem mütterlichen Organismus in die Knospe übernommen werden. Wenngleich der Satz: dass alle wichtigeren Organe in der Knospe resp. im Stolo sich von den entsprechenden Organen des Mutterthieres durch Abschnürung herleiten, noch weit entfernt ist, durch die bis jetzt vorliegende Litteratur über Knospung der Tunicaten gestützt zu werden, so fehlt es doch nicht an mannigfachen Angaben, welche darauf hinweisen, dass die Lösung der Frage nach der Herkunft der Organe in den Knospen nach dieser Richtung zu suchen sein dürfte (vgl. oben pag. 1393). So scheint es z. B., dass die Stränge, welche das rosettenförmige Organ von Doliolum zusammensetzen, directe Fortsetzungen aller wichtigeren Organe des Mutterthieres darstellen. Auch in die vier ersten Ascidiozooide von Pyrosoma setzen sich die Peribranchialröhren und die Pericardialanlage des Cyathozooids continuirlich fort. Es sei ferner erwähnt, dass nach Kowalevsky die Cloakenröhren im Salpenstolo von der Cloake des Mutterthieres abstammen sollen u. s. f. Diese Angaben, denen allerdings viele gegentheilige gegenüberstehen, deuten darauf hin, dass in der Knospe keines der wichtigeren Organe neu angelegt wird, sondern, dass alle wichtigeren Organanlagen aus dem Mutterthier in den Stolo und in die Knospen übergehen, während wirkliche Neubildung von Organanlagen nur im Embryo stattfindet. Eine Ausnahme von dieser Regel würde am ehesten für das Nervensystem als wahrscheinlich zu bezeichnen sein. Da wir wissen, dass das Gehirn der Ascidien nach Exstirpation regenerirt wird, so ist die Möglichkeit zuzugeben, dass es auch in den Knospen durch Neubildung, aber wahrscheinlich immer nur vom Ectoderm aus, hervorgeht.

Wenden wir unsere Blicke auf die **Embryonalentwicklung**, so gehen auch hier die Ascidien, die Pyrosomen und die Salpen weit auseinander. Allerdings ist die Embryonalentwicklung der Salpen so ungenügend bekannt, dass wir kaum in der Lage sind, irgend etwas Bestimmtes über dieselbe auszusagen. Wenn wir sehen, dass nach Salensky alle zur Untersuchung gekommenen Species durch wichtige Differenzen des Entwicklungsmodus von einander getrennt scheinen, so ergiebt sich schon hieraus, dass hier für fernere Untersuchungen noch ein weites Feld geöffnet erscheint. Immerhin können wir sagen, dass die Pyrosomen sowohl als die Salpen eine stark cänogenetisch veränderte Embryonalentwicklung besitzen. Bei den Pyrosomen hat die Anhäufung von Nahrungsdotter, bei den Salpen die Verwachsung des Embryos mit dem Mutterkörper nebst anderen Verhältnissen auf die Entwicklung des Embryos verändernd eingewirkt. In beiden Fällen ist die Entwicklung eine directe und im Vergleich zur Ascidienentwicklung stark abgekürzt. Von Interesse erscheint es, dass bei den Salpen ein so wichtiges Organ wie die Chorda dorsalis in der Embryonalentwicklung unterdrückt zu sein scheint. Auch bei den Pyrosomen kommt dasselbe im Cyathozooid nicht deutlich zur Entwicklung, wenngleich Salensky eine Spur der ersten Anlage gefunden zu haben glaubt. Ebenso fehlt eine Chordaanlage bei den Knospen sämmtlicher Tunicaten. Allerdings hat Salensky das als Eläoblast bezeichnete provisorische Organ im Salpenembryo als Chordarudiment gedeutet. Es ist für diese Deutung wenig günstig, dass

der Eläoblast auch in den Knospen von Pyrosoma und den Salpen vorkommt, während sonst die provisorischen Larvenorgane in den Knospen nicht zur Anlage kommen. So sehen wir z. B., dass das Nervensystem an dem durch Knospung erzeugten zweiten Individuum in der Diplosomidenlarve nicht mehr larvalen Charakter aufweist (vgl. oben pag. 1369). Der Eläoblast fehlt in den Knospen der Synascidien und Dolioliden, ebenso wie er auch in dem Cyathozooid von Pyrosoma nicht zur Anlage kommt.

Für die Hauptgruppen der Tunicaten wurde von Salensky die Theilnahme der Follikelzellen an dem Aufbau des Embryos behauptet. Wir stehen diesen Angaben, wie wir oben pag. 1285, 1314 und 1338 genauer ausgeführt haben, ziemlich skeptisch gegenüber und möchten glauben, dass sich diese Theilnahme darauf reducirt, dass die Follikelzellen als Nährmaterial von den Blastomeren aufgenommen werden.

Wie sich aus dem oben Gesagten ergiebt, so sind wir für die Beurtheilung der Stellung und Phylogenie der Tunicaten fast ausschliesslich auf die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Ascidien angewiesen. Unter diesen haben die solitären Formen nebst Clavellina das werthvollste Material ergeben, während die dotterreichen Synascidieneier abgeleitete Verhältnisse erkennen lassen.

Unter den jetzt lebenden Tunicaten gelten die Appendicularien als diejenigen, welche die ursprünglichsten Verhältnisse der Organisation bewahrt haben. Wir müssen uns aber die Frage vorlegen, inwieweit diese Verhältnisse wirklich ursprüngliche sind. Die Appendicularien gleichen im Bau ausserordentlich den freischwimmenden, geschwänzten Ascidienlarven. Sie unterscheiden sich von denselben hauptsächlich durch den Mangel eines gemeinsamen Cloakenraumes, während der After und die beiden Peribranchialröhren selbstständig, und zwar an der Ventralseite des Körpers, nach aussen münden. Da wir die bei den Ascidien sich geltend machende Verkürzung der Dorsalregion und die dadurch erzeugte Annäherung von Ingestions- und Egestionsöffnung auf die festsitzende Lebensweise zurückführen, so würde das Lagerungsverhältniss des Afters bei den Appendicularien, welches offenbar als ein ursprüngliches betrachet werden muss, darauf hinweisen, dass die Appendicularien Nachkommen jener hypothetischen Tunicatenvorfahren darstellen, welche noch die ursprüngliche pelagische Lebensweise bewahrt hatten. Andererseits weisen die Appendicularien eine Reihe offenbarer Rückbildungserscheinungen auf, welche geeignet sind, die Vermuthung zu stützen, dass wir uns auch bereits die Stammform der Appendicularien als festsitzende Tunicatenform zu denken haben. Offenbar sind die Appendicularien als geschlechtsreife Larvenformen aufzufassen. Es wurde bei ihnen die Geschlechtsreife in immer frühere Stadien verlegt, und schliesslich kam die reife, ausgebildete Form gar nicht mehr zur Entwicklung. Wie haben wir uns die letztere vorzustellen? Als ein freischwimmendes, etwa zwischen Amphioxus und den Ascidienlarven die Mitte haltendes Wesen, oder als eine bereits festsitzende Ascidienform? Die letztere Annahme muss als die wahrscheinlichere bezeichnet werden. Das Auftreten des Cellulosemantels, der Hermaphroditismus und das Undeutlichwerden der Körpersegmentirung müssen als Erwerbungen bezeichnet werden, welche wahrscheinlich erst in Folge der festsitzenden Lebensweise aufgetreten sind. Da diese Charaktere sich bei den Appendicularien finden, so werden wir mit einer gewissen Berechtigung die Appendicularien als geschlechtsreife

Larven einer bereits festsitzenden Tunicatenform betrachten dürfen[1]). Auf jeden Fall werden sich aber alle phylogenetischen Speculationen über die Tunicaten auf eine genaue Betrachtung des Baues der Appendicularien und der Ascidienlarven stützen müssen.

Unter den Ascidien sind wahrscheinlich die solitären Formen als die ursprünglicheren zu betrachten. An die Synascidien schliessen sich die Pyrosomen direct an. Man kann die letzteren als eine nicht festgewachsene Synascidiencolonie mit grosser, gemeinsamer Cloake bezeichnen. Die interessanten Coelocormidae zeigen die Entwicklung der Gesammtcolonie nach einer ähnlichen Richtung. Auch hier ist die Colonie nicht festgewachsen. Dagegen kann der innere Hohlraum nicht direct der gemeinsamen Cloake der Pyrosomen verglichen werden (vgl. Herdmann No. 24). Die Pyrosomen vermitteln den Uebergang zu den freischwimmenden Dolioliden. Bereits Huxley hat dies unter Hinweis auf den Bau der Kieme und auf die Gegenüberstellung der beiden Körperöffnungen ausgesprochen (vgl. auch Grobben No. 79). Die Dolioliden (Cyclomyaria), unter denen Doliopsis (Anchinia) die ursprünglichsten Charaktere aufweist, müssen als die phylogenetisch ältesten Thaliacea betrachtet werden. Die Salpen (Desmomyaria) sind als von diesen abgeleitete Formen aufzufassen. Wir werden daher auch die Verhältnisse der Kieme der Salpen von denen der Dolioliden ableiten und nicht dieselben (wie dies neuerdings von Van Beneden und Julin geschehen ist) als sehr ursprüngliche direct mit denen der Appendicularien parallelisiren (vgl. oben pag. 1293). Welcher Umwandlungen der Tunicatenorganismus fähig ist, zeigen die merkwürdigen, am Grunde der Tiefsee festsitzenden Octacnemidae, von sternförmigem, Lucernaria-ähnlichem Habitus, welche wahrscheinlich als umgewandelte Salpen betrachtet werden müssen (Herdmann No. 29 Part. III).

Seitdem durch Kowalevsky die Grundlagen unserer Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte der Ascidien und des Amphioxus gelegt worden sind, kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die beiden Stämme der Tunicaten und der Cephalochorda in den innigsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen. Die späteren Untersuchungen haben diese Ueberzeugung nur befestigt. Es zeigt sich in den wichtigsten Punkten der Organisation und der Entwicklung eine Uebereinstimmung, welche nur auf wahrer Homologie beruhen kann. Das Vorhandensein eines dorsal gelegenen Neuralrohres, das sich in frühen Stadien durch den Neuroporus nach aussen öffnet, der Besitz einer zwischen diesem und dem Darmkanal sich ausdehnenden Chorda dorsalis, die Umwandlung der vordersten Parthie des Darmkanals in einen von seitlichen Kiemenspalten durchbrochenen respiratorischen Abschnitt, dessen Ventralseite von der Hypobranchialrinne (Endostyl) eingenommen wird, und endlich die Umwandlung des hintersten Körperabschnittes in ein mit unpaarem Flossensaume versehenes Locomotionsorgan, im Bereich dessen die Darmanlage eine Rückbildung erfährt — das sind die wichtigsten übereinstimmenden Merkmale des Amphioxus und der Tunicatenlarven. Es mag noch hinzugefügt werden, dass auch die ersten Stadien der Entwicklung beider Formen in auffallender Weise einander gleichen. Erst neuerdings haben Van Beneden und Julin (vgl. oben pag. 1278), denen allerdings Davidoff nicht beistimmt, für die Ent-

[1]) Auch Willey (No. 54a) erklärt neuerdings die Appendicularien für rückgebildete Formen.

wicklung des Mesoderms und der Chorda Angaben gemacht, durch welche die Uebereinstimmung mit Amphioxus eine fast vollständige wird. Wir sind demnach berechtigt, die Tunicaten und die Cephalochorda, denen die Vertebraten anzureihen sind, als Glieder einer grossen, gemeinsamen Gruppe, der Chordata, anzusehen und dieselben von einer gemeinsamen Stammform (die Protochordata) herzuleiten. Wir haben uns die letztere als eine pelagische, segmentirte, mit Kiemenspalten und Chorda versehene Form vorzustellen. Die Tunicaten weisen dieser Stammform gegenüber gewisse Rückbildungserscheinungen auf, welche allgemein als Folgen der festsitzenden Lebensweise betrachtet werden, während nach anderer Richtung ihre Organisation eine Höhergestaltung erfahren hat. Besonders ist es das System des Kiemenkorbes, welches vielfach beträchtliche Complicationen aufweist.

Unter den Rückbildungen, welche sich an dem Körper der Tunicaten erkennen lassen, ist in erster Linie der Verlust des Cöloms und das Verschwinden der Körpersegmentirung hervorzuheben. Nur in der Schwanzregion der Ascidienlarven und der Appendicularien haben sich noch Spuren der bei den Ahnen der Tunicaten jedenfalls vorhandenen Segmentirung erhalten. Man kann an dem Schwanzabschnitt des Nervensystems der Ascidienlarven — wie dies Kupffer zuerst erkannte — segmentweise abtretende Spinalnerven beobachten. Bei den Appendicularien stehen dieselben mit paarigen Ganglienanschwellungen am Rückenmarke in Zusammenhang. Hier konnte Langerhans (No. 2) durch Anwendung von Reagentien den Zerfall der Schwanzmuskulatur in zehn hinter einander folgende Muskelsegmente (Myomere) nachweisen, welche von segmental angeordneten, motorischen Nervenpaaren versorgt werden. In einzelnen Fällen fand Langerhans in der hinteren Schwanzregion der Appendicularien die Spinalnerven der linken Seite etwas gegen die entsprechenden der rechten Seite nach vorne verschoben. Ein ähnliches Verhalten weist auch Amphioxus auf. Dagegen haben sich in der vorderen Körperregion keine Spuren der Segmentirung mehr erhalten.

Wenn wir auch im Allgemeinen die grosse Uebereinstimmung im Bau und der Entwicklung von Amphioxus und den Tunicaten anerkennen müssen, so ist es doch im Einzelnen sehr schwierig, in exacter Weise die Homologien der Organe beider Gruppen festzustellen. Dieser Versuch ist besonders von Van Beneden und Julin unternommen worden. Doch möchten wir nicht allen ihren Ausführungen den Werth zwingender Beweise zuerkennen. Ausgehend von der Betrachtung, dass bei den Tunicaten ein grosser Theil des Darmkanals (im Schwanzabschnitte) rückgebildet wird, halten Van Beneden und Julin den Enddarm und die Afteröffnung der Tunicaten für eine Neuerwerbung im Bereiche der Tunicaten, welche den gleichnamigen Gebilden von Amphioxus nicht homolog ist. Sie finden das Homologon des Enddarmes der Tunicaten in dem als „kolbenförmige Drüse" bezeichneten Organ von Amphioxus, welches dem ersten Rumpfmetamer angehört (vgl. unten pag. 1441) und sich in der Nähe des Mundes nach aussen öffnet. Demzufolge entspricht der ganze präcaudale Körperabschnitt der Ascidienlarven nur einer sehr kleinen vordersten Körperparthie von Amphioxus, nämlich der vordersten cephalischen Parthie + erstem Rumpfsegment. Diese Ansicht führt die genannten Autoren in weiterer Consequenz dazu, die stricte Homologie des Endostyls mit der Hypobranchialrinne von Amphioxus in Abrede zu stellen. Da jedoch auch bei den Cephalochorda und den Vertebraten die Afteröffnung offenbar eine secundäre Verlagerung nach vorne erfahren

hat und der caudale Darmabschnitt der Rückbildung unterliegt, so scheint uns kein zwingender Grund dafür vorhanden, an der Homologie des Enddarms im Bereich sämmtlicher Chordata zu zweifeln und den vorderen Körperabschnitt der Tunicatenlarven als durch Verschmelzung aus einer grösseren Anzahl von Rumpfmetameren hervorgegangen zu denken.

Wir haben bereits oben (pag. 1293) erwähnt, dass Van Beneden und Julin die Homologie der Kiemenspalten und der Peribranchialsäcke bei den Tunicaten und den übrigen Chordaten in Abrede stellen. Nur die beiden zuerst gebildeten Kiemenspalten der Tunicaten sind wirklich als echte Kiemenspalten zu betrachten. Es gründet sich diese Auffassung darauf, dass die genannten Autoren für die Ausbildung der Peribranchialsäcke dem Entoderm einen beträchtlichen Antheil zuschreiben. Ebenso zweifeln Van Beneden und Julin an der Homologie des Herzens der Tunicaten und der Vertebraten Ueber diese letztere Ansicht, welche allerdings durch den Mangel des Herzens bei Amphioxus eine wesentliche Stütze erhält, werden wir uns erst ein Urtheil bilden können, wenn die Entstehungsweise des Herzens bei den Tunicaten völlig sichergestellt erscheint. Während Seeliger, sowie Van Beneden und Julin das Pericardialsäckchen bei den Ascidienlarven vom Entoderm herleiten, sind die meisten übrigen Angaben geeignet, uns die mesodermale Entstehung dieses Säckchens wahrscheinlich zu machen. Immerhin werden wir uns stets vor Augen halten müssen, dass ein eigentliches Endocard in dem Herzen der Tunicaten vollständig fehlt.

Der von vielen neueren Forschern (Balfour, Van Beneden und Julin, Hatschek) getheilten Auffassung, dass die Tunicaten und die Cephalochorda, denen sich die Vertebraten anschliessen, getrennte Stämme des Chordatentypus repräsentiren, welche nur an ihrer Wurzel zusammenhängen, steht die Anschauung von Dohrn (No. 15—19) gegenüber, welcher die Tunicaten als degenerirte Fische betrachtet. Die Cyclostomen und Amphioxus sollen uns die einzelnen Etappen in der Reihe jener Rückbildungsvorgänge markiren, durch welche die Organisation der Tunicaten von der der Fische abzuleiten sei. Im Speciellen stützt sich diese Auffassung hauptsächlich auf den von Dohrn versuchten Nachweis, dass die Hypobranchialrinne (Endostyl), sowie die sogenannten Flimmerbögen der Tunicaten, deren Homologon von Schneider bei Ammocoetes aufgefunden worden war, als umgewandelte Kiemenspalten zu betrachten seien, und zwar sollte die Thyreoidea, deren Homologie mit der Hypobranchialrinne bereits W. Müller ausgesprochen hatte, einer zwischen Spritzlochspalte und erster Kiemenspalte gelegenen Kiementasche entsprechen, während der Flimmerbogen das Homologon der Spritzlochspalte (Pseudobranchie der Teleostier) darstellen sollte. Der Endostyl und der Flimmerbogen würden uns demnach bei den Tunicaten in secundär veränderter Gestalt entgegentreten. Diese Ansicht stützt sich besonders auf Beobachtungen der Entwicklung der homologen Bildungen bei Ammocoetes.

Wenn uns auch die Ansichten von Dohrn zu weit zu gehen scheinen, insofern wir nicht geneigt sind, directe genetische Beziehungen zwischen den Fischen und Ascidien anzunehmen, vielmehr beide Gruppen als selbstständige Zweige von einer gemeinsamen, ursprünglicheren Stammform (Protochordata) herleiten möchten, so liegt ihnen doch die unserer An-

sicht nach ganz richtige Ueberzeugung zu Grunde, dass die Tunicaten nicht dazu verwendet werden können, um in unserer Auffassung die Kluft, welche zwischen den Chordaten und den übrigen Stämmen des Thierreichs besteht, zu überbrücken. In diesem Sinne hatten sich besonders Haeckel und Gegenbaur ausgesprochen. Die hypothetische Ausgangsform der Tunicaten stellt sich uns dar als ein fertiger vollendeter Chordonier mit allen Merkmalen, die wir diesem Typus im Allgemeinen zuzuschreiben haben. Es finden sich weder in der Anatomie, noch in der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten Züge, welche sich direct an irgend einen Stamm der Wirbellosen anschliessen lassen. Die Tunicaten erscheinen uns mit den Wirbellosen nicht näher verwandt, als Amphioxus oder die Vertebraten. Was uns an den Tunicaten besonders auffällig ist, nämlich der Mangel der Segmentirung, das Fehlen des Cöloms und der Nephridien, das Vorkommen ungeschlechtlicher Fortpflanzung — das sind alles Merkmale, welche wir nicht als ursprüngliche betrachten dürfen. Es sind Neuerwerbungen im Anschlusse an die festsitzende Lebensweise. In welcher Weise wir uns den Urchordonier (die gemeinsame, hypothetische Stammform der Tunicaten, Cephalochorda und Vertebraten) zu reconstruiren haben, das kann sich nur aus einer genauen Vergleichung der Entwicklungsgeschichte und Anatomie aller dieser drei Gruppen ergeben, wobei nach unserer Ueberzeugung auf Amphioxus das Hauptgewicht zu legen sein dürfte. Eine solche Reconstruction wird derzeit erschwert, ja fast unmöglich gemacht durch den Umstand, dass unsere Kenntnisse bisher noch zu lückenhaft sind, um eine exacte Feststellung der Homologien der einzelnen Organe in den drei Gruppen der Chordaten zu gestatten. Es sei z. B. darauf hingewiesen, dass unsere Kenntnisse über die Entstehung der Peribranchialräume bei den Tunicaten bisher noch nicht zum Abschlusse gelangt sind. Aehnlich steht es mit der Frage der Homologie der Flimmergrube der Tunicaten mit der Hypophysis cerebri und Anderem.

In welcher Weise sich die hypothetischen Urchordaten an die übrigen Stämme des Thierreichs anschliessen — diese Frage scheint uns, wie wir bei den Cephalochorda genauer erörtern werden, derzeit noch vollständig in Dunkel gehüllt.

Litteratur.

Appendicularien.

1. **Fol, H.** *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. d. Physique et d'Hist. Nat. Genève. Tom. 21. 1872.*
2. **Langerhans, P.** *Ueber Madeiras Appendicularien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 34. Bd 1880.*
3. **Lankester, E. Ray.** *The Vertebration of the Tail of Appendiculariae. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1882.*
4. **Lee, A. B.** *Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires Rec. Zool. Suisse. Vol. 1. 1884.*
5. **Moss, E. L.** *On the anatomy of the genus Appendicularia etc. Trans. Linn. Society London. Vol. 27. 1871.*

Embryonalentwicklung der Ascidien und Ascidien im Allgemeinen.

6. **Baer, K. E. v.** *Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. 19. 1873.*

7. **Beneden, Ed. van et Julin, Ch.** *Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Arch. Biol. Tome. 5. 1884.*

8. **Beneden, Ed. van et Julin, Ch.** *La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. d. Biolog. Tome 5. 1884.*

9. **Beneden, E. van et Julin, Ch.** *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Phallusia scabroides n. sp.). Arch. Biol. Tom. 5. 1885.*

10. **Beneden, E. van et Julin, Ch.** *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. Tom. 6. 1887.*

11. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples. Mém. Acad. Roy. Belgique. Tom. XX. 1846.*

12. **Chabry, L.** *La segmentation des Ascidies simples. Journ. Anat. Phys. Paris. 20. Ann. 1884.*

13. **Chabry, L.** *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. Anat. Phys. Paris. Tom. 23. 1887.*

14. **Davidoff, M. v.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva D. V. I. und II. Theil. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 9. Bd. 1889—1891.*

15. **Dohrn, A.** *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig. 1875.*

16. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten. Mittheilungen Zool. Station Neapel. 6. Bd. 1886.*

17. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. Die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon. Mittheil. Zool. Station. Neapel. 6. Bd. 1886.*

18. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Mittheil. Zool. Station. Neapel. 7. Bd. 1886—1887.*

19. **Dohrn, A.** *Studien etc. XIII. Ueber Nerven und Gefässe bei Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 8. Bd. 1888.*

20. **Flemming, W.** *Das Ei von Ascidia canina. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft auf der III. Versammlung in Berlin 1889. Anat. Anz. 4. Bd. 1889. Ergänzungsheft.*

21. **Fol, H.** *Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Receuil Zool. Suisse. Vol. 1. 1884 und „Remarques etc." ibid.*

21a. **Garstang, W.** *On the development of the Stigmata in Ascidians. Proc. Roy. Soc. London. 51. Bd. 1892.*

22. **Giard, A.** *Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.*

23. **Giard, A.** *Sur l'embryogénie des Ascidies du genre Lithonephria. Compt. Rend. Tom. 92. 1881.*

24. **Herdmann, W. A.** *Report on the Tunicata. Challenger Reports. Part. I. Vol. 6. 1882. Part. II. Vol. 14. 1886. Part. III. Vol. 27. 1888.*

25. **Hertwig, O.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jen. Zeitschr. 7. Bd. 1873.*

26. **Julin, Ch.** *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. Arch. Biol. Tom. 2. 1881.*

27. **Julin, C.** *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. II. Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent chez Ascidia compressa et Phallusia mamillata. Arch. Biol. Tom. 2. 1881.*

28. **Kingsley, J. S.** *Some points in the development of Molgula Manhattensis. Proc. Boston Soc. N. H. Vol. 21. 1883.*

29. **Kowalevsky, A.** *Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. 10. 1866.*

30. **Kowalevsky, A.** *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.*

31. **Kowalevsky, A.** *Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.*

32. **Kowalevsky, A.** *Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (7). 38. Bd. 1892.*

33. **Krohn, A.** *Ueber die Entwicklung der Ascidien. Müller's Archiv. 1852.*

34. **Kupffer, C.** *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Arch. f. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870.*

35. **Kupffer, C.** *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. Mikrosk. Anat. 8. Bd. 1872.*

36. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Les Ascidies simples des côtes de France. (Entwicklung von Molgula.) Arch. Zool. Expér. 3. Vol. 1874.*

37. **Lahille, F.** *Sur le développement typique du sytème nerveux central des Tuniciers. Compt. Rend. Tome 103. 1887.*

38. **Lahille, F.** *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse. 1890.*

39. **Maurice, Ch. et Schulgin.** *Embryogénie de l'Amaroecium proliferum (Ascidie composée). Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 17. 1884.*

40. **Maurice, Ch.** *Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum, n. sp.). Arch. Biol. Tom. 8. 1888.*

41. **Metschnikoff, E.** *Observations sur le développement de quelques animaux (Botryllus und einfache Ascidien). Bull. Acad. St. Pétersbourg. Vol. 13. 1869.*

42. **Metschnikoff, E.** *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

43. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryologische Studien. 3) Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

44. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*

45. **Milne-Edwards, H.** *Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mém. Instit. Tom. 18. 1842.*

46. **Morgan, T. H.** *The Origin of the Test-cells of Ascidians. Journ. of. Morph. Vol. 4. 1891.*

47. **Roule, L.** *Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. Zool. Suisse. Tom. 2. 1885.*

48. **Sabatier, Ad.** *Recherches sur l'oeuf des Ascidiens Revue. Sc. N. Montpellier. Vol. 11. 1883.*

49. **Salensky, W.** *Ueber die Thätigkeit der Kalymmocyten bei der Entwicklung der Ascidien. Festschrift für Leuckart. Leipzig. 1892.*

50. **Seeliger, Osw.** *Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885.*

51. **Semper, C.** *Ueber die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. Arb. Zool. Institut Würzburg. 2. Bd. 1875.*

52. **Sheldon, L.** *Note on the ciliated Pit of Ascidians and its Relations to the Nerve-ganglion and the so-called Hypophysial Gland etc. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 28. 1887.*

53. **Ussow, M.** *Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. für Naturgesch. 41. Jg. 1875.*

54. **Willey, A.** *On the Development of the Hypophysis in the Ascidians. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

54a. **Willey, A.** *Studies on the Protochordata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). 34. Bd. 1893.*

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Ascidien.

55. **Ganin, M.** *Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

56. **Ganin, M.** *Beobachtungen über die Entwicklung von Didemnum und Botryllus. Progr. Univ. Warschau. 1870. (Russisch.)*

57. **Giard, A.** *Recherches sur les Synascidies. Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.*

58. **Giard, Alfr.** *Sur le bourgeonnement des larves d'Astellium spongiforme Gd. et sur la Poecilogénie chez les Ascidies. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 112. 1891.*

59. **Hjort, J.** *Zum Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

60. **Kowalevsky, A.** *Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri. Revue des Sciences Naturelles. Montpellier. 1874.*

61. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Knospung der Ascidien. Arch. f. Mikr. Anat. 10. Bd. 1874.*

62. **Krohn, A.** *Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse der Botrylliden. Arch. f. Naturg. 35. Bd. 1869.*

63. **Krohn, A.** *Ueber die früheste Bildung der Botryllenstöcke. Arch. f. Naturgesch. 35. Bd. 1869.*

64. **Jourdain, S.** *Sur les Ascidies composées de la tribu des Diplosomidae. Compt. Rend. Tom. 100. 1885.*

64*a*. **Oka, A.** *Ueber die Knospung der Botrylliden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 54. Bd. 1892.*

64*b*. **Oka, A.** *Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. Biolog. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

65. **Pizon, A.** *Sur la blastogénèse chez les Botryllides. Bull. Soc. Philom. Paris (8). T. 3. 1891—92.*

66. **Seeliger, O.** *Zur Entwicklung der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitzungsber. Acad. Wien. 85. Bd. 1882.*

67. **Uljanin, B.** *Bemerkungen über die Synascidiengattung Distaplia D. V. Zool. Anzeig. 8. Jg. 1885.*

68. **Della Valle, A.** *Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli. Mem. Acc. Lincei (3). Vol. 10. 1881.*

69. **Della Valle, A.** *Sur le bourgeonnement des Didemnides et Botryllides et sur le type entérocoelien des Ascidies. Arch. Ital. Biol. Tom. 3. 1883.*

70. **Della Valle, A.** *Sul ringiovanimento delle colonie de Diazona violacea. Sav. Com. prelim. Arch. Ital. Biol. Vol. 5. 1884.*

Pyrosomen.

71. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. Arch. Mikr. Anat. 11. Bd. 1875.*

72. **Huxley, Th. H.** *Anatomy and development of Pyrosoma. Linnean Transact. Vol. 23. 1860.*

73. **Joliet, L.** *Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum etc. Paris. 1888.*

74. **Salensky, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 4. Bd. 1891 und 5. Bd. 1892.*

75. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zu Herrn Prof. Salensky's „Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Bd. V.“ Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

76. **Seeliger, O.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 23. Bd. 1889.*

76*a*. **Seeliger, O.** *Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken. Festschrift für Leuckart. Leipzig. 1892.*

Doliolidae.

77. **Barrois, J.** *Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. Anat. Phys. Paris. 21. Ann. 1885.*

78. **Gegenbaur, C.** *Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere. Zeitschr. für Wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*

79. **Grobben, C.** *Doliolum und sein Generationswechsel. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1882.*

80. **Huxley, Th. H.** *Remarks upon Appendicularia and Doliolum. Phil. Transact. 1851.*

81. **Keferstein und Ehlers.** *Zoologische Beiträge. Leipzig. 1861.*

82. **Korotneff, Al. de.** *La Dolchinia mirabilis. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1891.*

83. **Korotneff, A.** *Die Knospung der Anchinia. Ztschr. f. Wiss. Zool. 40. Bd. 1884.*

84. **Kowalevsky, A. et Barrois, J.** *Matériaux pour servir a l'histoire de l'Anchinie. Journ. Anat. Phys. Paris. Tome 19. 1883.*

85. **Krohn, A.** *Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten. Arch. f. Naturg. 18. Bd. 1852.*

86. **Uljanin, B.** *Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel in: Fauna und Flora von Neapel. 10. Monogr. 1884.*

Salpen.

87. **Barrois, J.** *Mémoire sur les membranes embryonnaires des Salpes. Journ. Anat. Phys. 17. Ann. 1881.*

88. **Brooks, W. K.** *On the development of Salpa. Bull. Mus. Comp. Anat. Harv. Coll. Cambridge. 3. Bd. 1871—1876. Vgl. Archiv für Naturg. 42. Bd. 1876.*

89. **Brooks, W. K.** *The origin of the eggs of Salpa. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 2. 1882.*

90. **Brooks, W. K.** *Chamisso and the discovery of alternation of generations. Zool. Anz. 5. Jg. 1882.*

91. **Brooks, W. K.** *Is Salpa an example of alternation of Generations? Nature Vol. 30. 1884.*

92. **Brooks, W. K.** *The anatomy and development of the Salpa-chain. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.*

93. **Brooks, W. K.** *On the Relationship between Salpa and Pyrosoma. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 9. 1890.*

94. **Bütschli, O.** *Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

94*a*. **Göppert, E.** *Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morph. Jahrb. 19. Bd. 1892.*

95. **Huxley, Th. H.** *Observations on the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Phil. Trans. 1851.*

96. **Kowalevsky, A.** *Beitrag zur Entwicklung der Tunicaten. Nachr. kgl. Gesellsch. Wissensch. Göttingen. 1868.*

97. **Krohn, A.** *Observations sur la génération et le development des Biphores. Ann. Sc. Nat. (3). T. 6. 1846.*

98. **Leuckart, R.** *Salpa und Verwandte. Zool. Untersuchungen. Heft II. Giessen. 1854.*

99. **M. Metcalf, M.** *The Anatomy and Development of the Eyes and Subneural Gland in Salpa. John Hopkins Univ. Circ. No. 97. 1892.*

99*a*. **M. Metcalf, M.** *On the eyes, subneural gland and central nervous system in Salpa. Zool. Anz. 16. Jg. 1893.*

100. **Salensky, W.** *Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*

101. **Salensky, W.** *Ueber die Knospung der Salpen. Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.*

102. **Salensky, W.** *Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

103. **Salensky, W.** *Folliculäre Knospung der Salpen und die Polyembryonie der Pflanzen. Biol. Centr. 5. Bd. 1885.*

104. **Salensky, W.** *Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 4. Bd. 1883. 2 Theile.*

105. **Seeliger, Osw.** *Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. für Naturw. 19. Bd. 1886.*

106. **Seeliger, O.** *Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.*

107. **Todaro, Fr.** *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma. 1875. Atti R. Accad. Lincei (2). Tom. 2.*

108. **Todaro, Fr.** *Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe. Trans. Real. Accad. Lincei. Vol. 4. 1880.*

109. **Todaro, F.** *Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe. 2da communic. preliminare. Transunti Accad. Lincei. Vol. 6. 1882. (Traduz: Arch. Ital. Biol. Tom. 2. 1882.)*

110. **Todaro, F.** *Sui primi fenomeni nello sviluppo delle Salpe. 3ª Comm. prelim. Atti Accad. Linc. Trans. Vol. 7. 1883. (Traduz: Arch. Ital. Biol. Tom. 3. 1883.)*

111. **Todaro, F.** *Sopra i canali e le fessure branchiali delle Salpe. Atti Accad. Lincei. Trans. Vol. 8. 1884.*

112. **Todaro, F.** *Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. Atti Accad. Lincei Mem. (4). Vol. 1. 1886.*

113. **Todaro, F.** *Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. Rend. Accad. Lincei (4). Vol. 4. 1889. (Uebers. in: Arch. Ital. Biol. Tom. 11. 1889.)*

XXXVI. Capitel.

CEPHALOCHORDA.

(Amphioxus.)

Während die älteren Angaben über die Amphioxus-Entwicklung von Max Schultze (No. 18) sowie Leuckart und Pagenstecher (No. 15) sich nur auf einige ältere Larvenstadien bezogen, wurde unsere Kenntniss der Ontogenie dieser Form hauptsächlich durch Kowalevsky (No. 10 und 11) begründet und durch Hatschek (No. 4—8) erweitert. Ueber die Metamorphose haben neuerdings Ray Lankester und Willey (No. 13) sowie Willey allein (No. 23) Mittheilungen gemacht. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane wurde von Boveri (No. 3) untersucht. Von letzterem Forscher (No. 2) sowie von Spengel (No. 19), Ray Lankester (No. 12) und Van Wijhe liegen auch neuere Mittheilungen über die Anatomie der ausgebildeten Form vor, auf welche wir uns zu beziehen haben werden.

Eiablage, Furchung, Gastrulation.

Die reifen Genitalproducte von Amphioxus gelangen aus den Genitalkammern durch Dehiscenz der Wand in den Peribranchialraum, von hier durch die Kiemenspalten in das Innere des Kiemendarms, und werden durch die Mundöffnung ausgeworfen (Kowalevsky, Hatschek). Nach Ray Lankester und Willey dagegen sollen sie in den meisten Fällen durch den Atrioporus nach aussen entleert werden. Die Befruchtung findet im umgebenden Wasser statt. Die frisch abgelegten Eier sind von einer anfangs nur wenig abstehenden Dottermembran umgeben, welche sich jedoch bald unter Einwirkung des Seewassers von dem Ei immer mehr abhebt. Eine Mikropyle ist nicht vorhanden. Die Spermatozoen durchdringen diese elastische Membran, um zum Ei zu gelangen.

Die ersten Entwicklungsstadien stimmen mit denen der Ascidien sehr überein. Die Furchung ist eine totale und annähernd äquale (adäqualer Typus nach Hatschek). Die erste Furche ist eine Meridionalfurche, welche anfangs vom animalen Pole her etwas tiefer einschneidet und das Ei in zwei vollkommen gleiche Hälften trennt (Fig. 866 *B*). Die zweite Furche, ebenfalls eine Meridionalfurche, auf die erste senkrecht gestellt, führt zur Entstehung von vier gleichgrossen Blastomeren, welche in der Mitte zwischen sich einen nach oben und unten offenen Raum, die Furchungshöhle, frei lassen (Fig. 866 *C* und *D*). Das achtzellige Stadium (Fig. 866 *E*) wird erreicht durch das Auftreten einer Aequatorialfurche, welche dem animalen Pole etwas näher liegt, als dem vegetativen, wodurch die erste Differenz zwischen den Blastomeren der vegetativen und der animalen

Hälfte erzeugt wird. Der Embryo besteht aus einem Kranz von vier kleineren, dem animalen Pole genäherten Blastomeren, und einem zweiten Kranze von vier grösseren Blastomeren, welche der vegetativen Hälfte angehören. Indem diese acht Furchungskugeln durch weitere Meridionalfurchen sich theilen, wird das 16zellige Stadium erreicht, welches aus einem Kranze von acht kleineren und einem von acht grösseren Blastomeren besteht (Fig. 866 *F*).

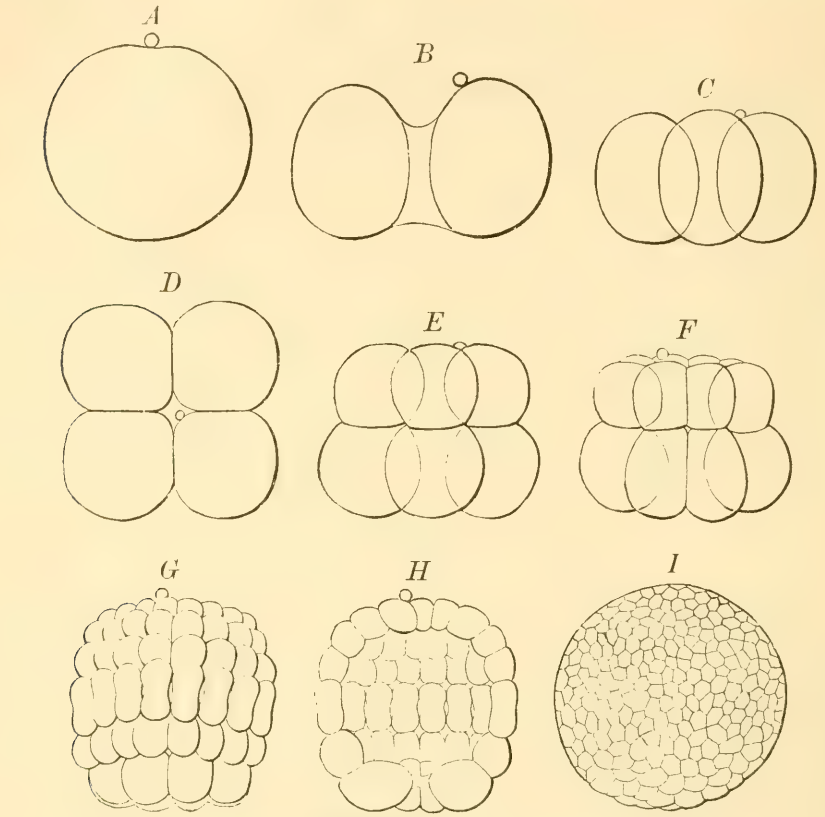


Fig. 866. Furchung von Amphioxus (nach Hatschek).

A ungefurchtes Ei mit Richtungskörper.

B Zweitheilung, die beiden Zellen sind eben noch durch eine Plasmabrücke verbunden.

C Vierzelliges Stadium.

D Dasselbe vom Pole aus gesehen.

E Achtzelliges Stadium.

F Sechzehnzelliges Stadium.

G Zurückbleiben des Theilungsprocesses am vegetativen Pole. Einer von den Zellkreisen ist eben in Theilung begriffen.

H Dasselbe Stadium, halbirt und innere Ansicht.

I Blastula, von der Fläche gesehen.

K Dieselbe, halbirt und von innen gesehen.

Schon in diesem sechzehnzelligen Stadium machen sich nach Wilson (No. 23 *a*) gewisse individuelle Differenzen geltend, welche den weiteren

Furchungsablauf beeinflussen. Das von Hatschek geschilderte, reguläre Stadium, in welchem die acht Zellen des oberen Kranzes den acht des unteren Kranzes regelmässig aufsitzen, wird nach Wilson verhältnissmässig selten beobachtet. Manchmal erscheinen die Blastomeren des oberen Kranzes gegen die des unteren spiralig verschoben, wie dies bei Anneliden und Mollusken zu beobachten ist. In den häufigsten Fällen ist jedoch im sechzehnzelligen Stadium bereits eine bilateral-symmetrische (oder richtiger gesagt: zweistrahlige) Anordnung der Blastomeren zu erkennen, indem die acht Zellen der vegetativen Hälfte sich in vier grössere und vier kleinere trennen. Die vier grösseren umgeben den vegetativen Pol in regelmässiger Anordnung, während die vier kleineren Zellen sich in zwei Paaren symmetrisch zur Medianebene gelagert anordnen. Diese Medianebene soll nach Wilson der ersten Furchungsebene entsprechen. Eine ganz übereinstimmende Anordnung der Blastomeren weist das sechzehnzellige Stadium der Ascidien auf.

Das 32zellige Stadium entsteht nach Hatschek durch das Auftreten von weiteren Aequatorialfurchen. Es besteht aus vier übereinander gelagerten Kreisen von je acht Zellen. Die erweiterte Furchungshöhle, welche bisher am animalen und vegetativen Pole geöffnet war, beginnt sich nun

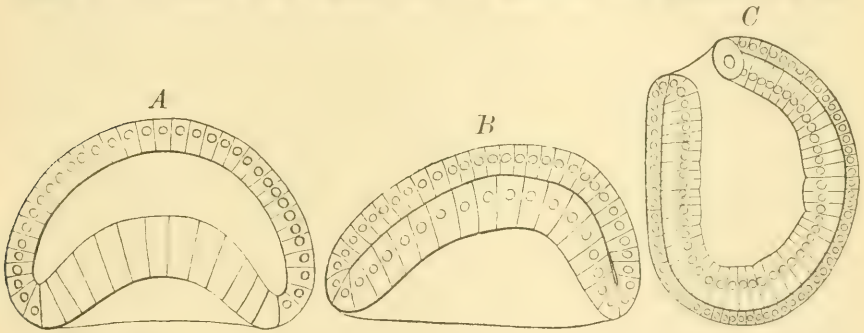


Fig. 867. Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien von Amphioxus (nach Hatschek).

A Während der Invagination.

B Nach vollendeter Invagination, rechts Dorsalseite, links Ventralseite.

C Mit verengertem Gastrulamunde. Orientirung wie in B.

an diesen Stellen zu schliessen. Im weiteren Furchungsablauf theilen sich zunächst die Kreise der kleineren Blastomeren, während ein Kranz von acht grösseren Furchungskugeln, welche den vegetativen Pol umgeben, länger erhalten bleibt (Fig. 866 *G*). Indem in späteren Stadien die regelmässige Anordnung der Blastomeren in Kreisen verwischt wird, und die Zellen sich epithelartig aneinanderschliessen, wird das Blastulastadium (Fig. 866 *I*, *K*) erreicht, welches anfangs nach der Richtung der Hauptaxe gestreckt ist und dessen Wand in der vegetativen Hälfte, oder genauer gesagt: im Bereiche des hinteren Drittels, aus etwas grösseren, an Dotterkörnchen reicheren Zellen zusammengesetzt ist. Diese repräsentiren den Entodermabschnitt des Embryos. In ihrem Bereiche macht sich zunächst eine Abflachung geltend, welche bald in eine Einstülpung (Fig. 867 *A*) übergeht, wodurch das anfangs regelmässig mützenförmig gestaltete Gastrulastadium erreicht wird. Durch die Einstülpung wird die Furchungshöhle eingeengt und schliesslich vollständig verdrängt, so dass die beiden primären Keimblätter einander dicht berühren (Fig. 867 *B*).

Das Gastrulastadium erleidet nun zunächst gewisse Umwandlungen, durch welche die bilaterale Symmetrie, die nach Wilson schon an den

Furchungsstadien zu erkennen ist, deutlicher zum Ausdrucke kommt, während gleichzeitig der Embryo sich nach seiner späteren definitiven Längsaxe orientirt. Das anfängliche, flach mützenförmige Gastrulastadium ist noch nach der primären Hauptaxe orientirt. Der Scheitel der Wölbung entspricht dem animalen Pol, während der vegetative Pol in die Mitte der anfangs kreisförmigen Einstülpungsöffnung zu verlegen ist. Letztere wird bald oval, wodurch die Symmetrieebene sich kennzeichnet. Profilansichten dieser späteren Stadien (Fig. 867 *B*) lassen eine Stelle schärferer Biegung erkennen, welche nicht mit dem animalen Pole zusammenfällt, sondern etwas excentrisch gelagert ist. Dieselbe entspricht dem Vorderende der definitiven Hauptaxe, während das Hinterende derselben mit dem hinteren Rande des Blastoporus zusammenfällt. Die definitive Hauptaxe ist sonach zur primären Axe in einem spitzen Winkel geneigt. Der Blastoporus hat eine Verlagerung nach der Dorsalseite des Embryos erfahren. Er verkleinert sich nun allmählich, und zwar hauptsächlich durch ein Vorrücken jener dorsalen Umschlagsstelle, an welcher Ectoderm und Entoderm in einander übergehen. Der hintere (ventrale) Rand des Blastoporus dagegen bleibt während der Verengerung desselben mehr stationär. Er ist stets durch zwei symmetrisch zur Medianebene gelegene, grössere Entodermzellen gekennzeichnet (Fig. 867 *C*), welche Hatschek als Polzellen des Mesoderms in Anspruch nimmt. Schliesslich weist der Embryo eine mehr langgestreckte Form auf. Die Ventralfläche zeichnet sich durch grössere Wölbung, die Dorsalseite, welche ursprünglich von dem Blastoporus eingenommen war, durch eine deutliche Abflachung aus. Das hintere Ende der Dorsalseite ist von dem nun bereits sehr verkleinerten Rest des Blastoporus eingenommen (Fig. 867 *C*). Schon in diesen Stadien bedeckt sich die äussere Oberfläche des Embryos mit kurzen Geisseln, vermittelst welcher rotirende Bewegungen innerhalb der Eihülle ausgeführt werden.

Hinsichtlich der Lage und der Verhältnisse der Schliessung des Blastoporus stimmt Amphioxus vollständig mit den Ascidien (vgl. oben pag. 1272) überein.

Wir sind in unserer Schilderung der Umwandlungen, welche das Gastrulastadium durchmacht, hauptsächlich Hatschek gefolgt. Eine etwas abweichende Darstellung derselben hat neuerdings Lwoff (No. 17) gegeben. Lwoff legt für die Schliessung des Gastrulamundes das Hauptgewicht auf das selbstständige Auswachsen des dorsalen Umschlagsrandes. (Es müsste auch auf das Vorrücken der Seitenränder des Blastoporus Gewicht gelegt werden, ein Punkt, den Lwoff nicht beachtet.) Bei diesem Auswachsen des dorsalen Umschlagsrandes sollen Ectodermelemente über diesen Umschlagsrand in das Innere der Gastrulahöhle gelangen und schliesslich die an der Dorsalseite gelegenen Entodermelemente verdrängen, so dass die Chorda und das Mesoderm ectodermalen Ursprungs wären. Von dem Vorhandensein der von Hatschek beobachteten Urzellen des Mesoderms, welche das Hinterende der Längsaxe des Embryos kennzeichnen, konnte sich Lwoff nicht überzeugen.

Ausbildung des Medullarrohres, der Ursegmente und der Chorda.

Die nächsten Entwicklungsstadien von Amphioxus sind mit einer stetig zunehmenden Längsstreckung des gesammten Körpers verbunden. Gleichzeitig senkt sich die Rückenfläche in ihrer medianen Parthie etwas ein (Fig. 868) und diese Einsenkung führt zur Ausbildung des Medullarrohres. Dasselbe bildet sich hier nicht, wie bei den Ascidien oder bei

vielen Wirbelthieren durch mediane Vereinigung zweier seitlicher Medullarfalten, sondern der Process ist hier einigermassen modificirt, wenngleich er sich von dem obigen Typus ableiten lässt. Wir könnten es als seitliche Ueberschiebung bezeichnen. Die Medullarplatte (Fig. 869 *A mp*) sinkt etwas in die Tiefe, und gleichzeitig wird die Continuität mit dem übrigen Ectoderm längs ihrer seitlichen Ränder gelöst. Das zu beiden Seiten gelegene Ectoderm (*h b*) schiebt sich nun über die Medullarplatte medianwärts und vereinigt sich daselbst, bevor die Medullarplatte sich zu einem Rohre eingekrümmt hat (Fig. 869 *B*). „Die Rückenrinne ist, obgleich von aussen vollständig bedeckt, innen — unter der Haut — noch offen" (Fig. 870). Erst später krümmt sich die Medullarplatte dorsalwärts ein und bildet, indem ihre seitlichen Ränder in der Medianlinie verwachsen, ein geschlossenes Rohr — das Medullarrohr (Fig. 871).

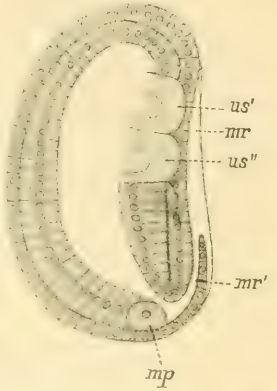


Fig. 868. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit der Anlage von zwei Ursegmenten (nach Hatschek).

mp Polzellen des Mesoderms, *mr* Medullarrinne, *mr'* Medullarrohr, *us'* erstes Ursegment, *us''* zweites Ursegment.

Die Vereinigung des Ectoderms über der Medullarplatte findet in der Richtung von hinten nach vorne statt. Sie tritt zunächst ganz hinten im Bereiche des Blastoporusrestes auf. Der Blastoporus wird hierdurch von einer Ectodermschicht überdeckt (Fig. 868). Er mündet sodann nicht nach aussen, sondern in den Neuralkanal, und diese lange erhalten bleibende Verbindung zwischen Darmrohr und Neuralrohr stellt den Neuro-Intestinalkanal dar.

Die Medullarplatte erstreckt sich nicht bis an das vorderste Ende des Embryos, sondern nur etwa bis an das Ende des vordersten Viertels desselben. An dieser Stelle, welche etwas vor dem vordern Rande des ersten Ursegmentes gelegen ist, bleibt das Medullarrohr durch eine anfangs

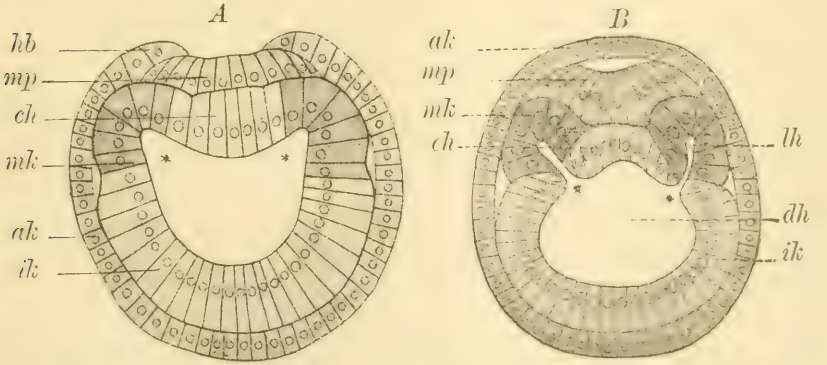


Fig. 869. *A* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentes (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).

B Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage von fünf Ursegmenten (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *hb* überwachsender Rand des Ectoderms, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegment, *mp* Medullarplatte.

weite, später sich allmählich verengende Mündung (Neuroporus) nach aussen geöffnet (Fig. 872 *A*, Fig. 873 *np*). Wie wir unten sehen werden, kommt der Neuroporus bei Amphioxus erst in ganz späten Stadien der Entwicklung zum Verschluss (Kupffer). Die Zellen des Medullarrohres tragen Geisseln, ebenso wie die Zellen des übrigen Ectoderms. Diese in das Lumen des Medullarrohres hineinragenden, langen, ausserordentlich feinen Geisseln sind nach hinten gerichtet.

Durch die Entwicklung des Medullarrohres wird im Bereich der dorsalen Wand des Entodermsackes die mittlere Parthie nach innen vorgebuchtet (Fig. 869 *A*). Dieser mittleren Einbuchtung entsprechen zwei seitliche dorsale Ausstülpungen des Entodermsackes (Fig. 869 *B*, *mk*). Diese paarigen Längsfalten, die sog. Mesodermfalten, bilden das Material, welches zum Mesoderm wird, und lassen sich nach hinten bis gegen die beiden Urmesodermzellen verfolgen, wenngleich diese hinterste Parthie der Mesodermfalten gegenüber den übrigen Theilen des Entodermsackes nur undeutlich abgegrenzt erscheint. Sehr bald macht sich im

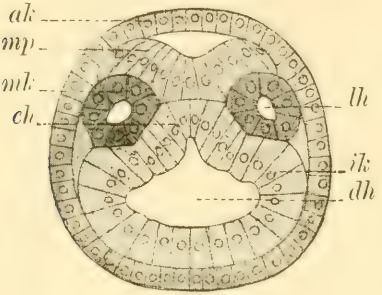


Fig. 870.

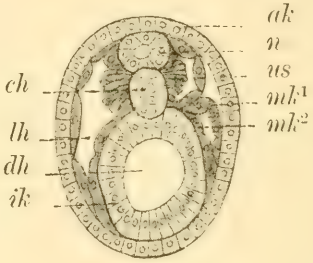


Fig. 871.

Fig. 870. Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohlausgebildeten Ursegmenten (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).

Fig. 871. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit elf Ursegmenten. Der Schnitt hat links nur ein Ursegment, rechts dagegen zwei hinter einander folgende getroffen.

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegmentanlagen, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Blatt des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *n* Neuralrohr, *us* Ursegment.

Bereiche des vordersten Abschnittes das Auftreten einer Segmentirung geltend, indem die Mesodermfalten durch quere Einbuchtungen in hinter einander folgende Stücke, Ursegmente (Fig. 868 *us'*, *us''*), zertheilt werden. Die Ausbildung der Ursegmente, welche ihrem Ursprunge nach als dorsale Urdarmdivertikel bezeichnet werden müssen, geht in der Reihenfolge von vorne nach hinten vor sich. So sehen wir in Fig. 868 zwei, in Fig. 872 fünf und in Fig. 873 neun Ursegmente zur deutlichen Sonderung gekommen. Im weiteren Verlaufe schnüren sich die Ursegmente vollständig von dem Entodermsacke ab und stellen dann allseitig geschlossene, paarige Säcke, die Cölomsäcke, dar (Fig. 870 *mk*). Die Bildung des Cöloms vollzieht sich demnach hier, wie bei Sagitta, Balanoglossus, sowie bei den Echinodermen und Brachiopoden, durch Abfaltung; die Cölomhöhle ist aus einem Theil der primären Urdarmhöhle hervorgegangen. Während die vorderen Ursegmente sich immer weiter entwickeln, werden hinten successive neue Ursegmente von dem continuirlichen, unsegmentirten Theil der Mesodermfalten abgetrennt.

Eine andere, als die hier nach Kowalevsky und Hatschek gegebene Darstellung der Bildung der Cölomsäcke wurde neuerdings durch Lwoff (No. 17) vertreten. Nach Lwoff hat die Ausbildung der beiden Mesodermfalten keinen directen Bezug zur Entstehung der Cölomsäcke, sondern resultirt nur mechanisch in Folge der zwischen denselben sich etablirenden Einsenkung des Medullarrohres. Die Ursegmente entstehen allerdings durch Abschnürung von diesen Falten, aber die in denselben befindliche Höhle verschwindet, während das definitive Cölom erst später durch Auseinanderweichen der Zellen des eine Zeitlang soliden Ursegmentes zu Stande kommt. Selbst wenn diese Beobachtungen von Lwoff sich bestätigen sollten, müsste man doch den Entwicklungsprocess der Ursegmente als eine Modification der Entstehung durch Abfaltung in dem oben angegebenen Sinne deuten.

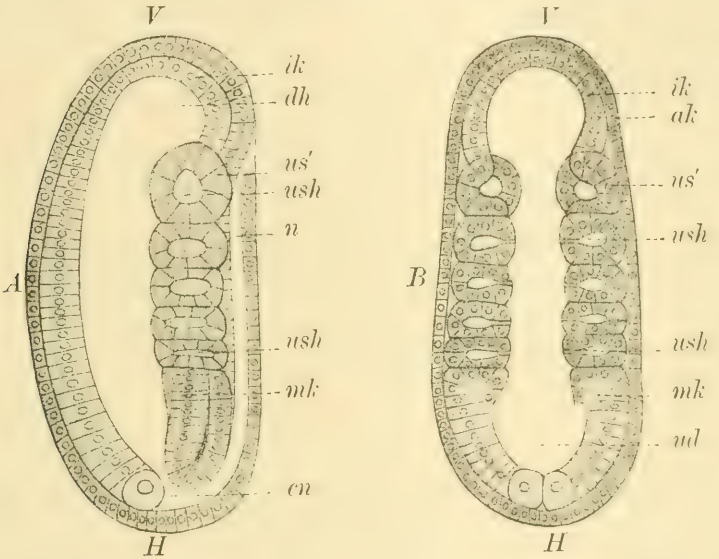


Fig. 872. Amphioxus-Embryo mit fünf Paar Ursegmenten (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).
A Seitenansicht, *B* Ansicht von der Dorsalseite.
ak Ectoderm, *cn* Canalis neurentericus, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *mk* Mesodermfalten, *n* Neuralrohr, *ud* Urdarm, *us'* erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle. *V* vorne, *H* hinten.

Die Chorda dorsalis entwickelt sich etwas später als die erste Anlage des Medullarrohres und der Ursegmente, und zwar durch eine Einfaltung desjenigen Theiles der dorsalen Wand des Entodermsackes, welcher sich zwischen den Mesodermfalten ausdehnt (Fig. 869 *ch*). Diese mediane, unter der Medullarplatte gelegene Entodermplatte krümmt sich zunächst dorsalwärts ein (Fig. 869 *B*) und wandelt sich später in eine Falte (Fig. 870) um, deren Lumen schliesslich nur mehr als Spalt zu erkennen ist. Später schwindet auch dieser, indem die in der Medianlinie aneinanderstossenden Zellen sich gegen einander einkeilen. Die Chordaanlage stellt dann nur mehr eine solide, strangförmige Verdickung der dorsalen Entodermwand dar, von welcher sie sich bald als selbstständiger Strang vollständig lostrennt (Fig. 871 *ch*). Inzwischen schieben sich die Zellen dieser Anlage derart gegen einander, dass zum Schlusse jede Zelle die ganze Quere der Chordaanlage durchsetzt.

Die Entwicklung der Chorda schreitet im Allgemeinen von vorne nach hinten fort. Sie tritt zunächst im Bereiche der Ursegmente auf. Erst später entwickelt sich der vorderste Abschnitt der Chorda, welcher sich über das erste Ursegment hinaus gegen das vordere Körperende erstreckt, und zwar nicht etwa durch ein selbstständiges Auswachsen der bereits entwickelten Anlage, sondern durch Abfaltung im Bereiche jenes vordersten Urdarmabschnittes, von welchem keine Ursegmente abgeschnürt wurden.

Es wird aber nicht die ganze zwischen den Mesodermfalten gelegene Entodermplatte zur Bildung der Chorda aufgebraucht, sondern nur deren medianer Theil, während die seitlich gelegenen Zellen nach Hatschek als dorsale Verschlussstücke des Darmkanals verwendet werden, dazu bestimmt, den durch die Abschnürung der Chorda und der Ursegmente entstehenden dorsalen Defect im Bereiche des Entodermsackes auszufüllen. Hinsichtlich dieses Punktes hat allerdings Lwoff (No. 17) sich nicht an Hatschek angeschlossen.

Weitere Entwicklungsprocesse bis zur Ausbildung des Mundes und der ersten Kiemenspalte.

Der Embryo verlässt sehr früh die Eihülle. Es geschieht dies gewöhnlich ungefähr in jenem Stadium, welches die Anlagen zweier Paare von Ursegmenten erkennen lässt (Fig. 868). Die jungen Larven schwimmen dann vermittelst der Bewegung ihrer Geisseln frei umher, und zwar in einer Weise, welche an die Bewegung der Larven vieler Wirbelloser erinnert. Der Körper bewegt sich nach vorne, unter gleichzeitigen Umdrehungen um seine Längsaxe. Die Bewegung ist also eine schraubenförmige.

Der Uebergang vom Embryonalleben zum Larvenleben ist bei Amphioxus ein sehr allmählicher. Erst in verhältnissmässig späten Stadien wird die Larve zur selbstständigen Nahrungsaufnahme befähigt. Bis dahin ernährt sie sich von den aus dem Ei überkommenen Nahrungsdotterpartikelchen, welche in Form von rundlichen Körnchen die Zellen sämmtlicher Gewebe des Embryos erfüllen, aber in den einzelnen Körperschichten nicht gleichzeitig zur Auflösung kommen. Am schnellsten verschwinden sie im äusseren Epithel, dann im Mesoderm, dann in der Medullarplatte, während sich im Entoderm die Dotterkörnchen am längsten erhalten.

Die ausgeschwärmten Larven steigen zunächst in den Aquarien an die Oberfläche des Wassers empor. Während der Metamorphose führt Amphioxus eine pelagische Lebensweise. Doch pflegen die Larven auch auf einer Seite liegend am Grunde zu ruhen. Die jungen Amphioxus vergraben sich nach vollendeter Metamorphose, wie die erwachsenen, in senkrechter Stellung (Willey) in den Sand, so dass bloss das vorderste Kopfende aus demselben hervorragt.

Der Embryo nimmt im Gastrulastadium eine ellipsoidische Gestalt an, an welcher die Rückenseite zunächst abgeflacht resp. eingebuchtet (Medullarrinne) erscheint (Fig. 867 *C*, 868). Später macht sich eine zunehmende Längsstreckung und gleichzeitig seitliche Compression des Embryos geltend (Fig. 873). Dadurch, dass sich das vordere Körperende schnauzenförmig verlängert, während das Hinterende durch das Auftreten

der Schwanzflosse ausgezeichnet wird, nähert sich die Gesammtgestalt des Körpers dem Fischtypus (Fig. 875, 877).

Die Zellen des **ectodermalen Epithels** werden im Allgemeinen bei der Vergrösserung des Körpers zu immer flacheren Geisselzellen umgewandelt. Nur im Bereiche des vorderen und hinteren Körperendes bleiben die Ectodermzellen höher. Die larvale (primäre) **Schwanzflosse** (Fig. 876, 877 *c*) entsteht nicht als Epithelfalte, sondern als einfache, kammförmige Epithelverdickung, indem die Ectodermzellen in ihrem Bereiche zu ausserordentlicher Höhe anwachsen.

Das **Medullarrohr** (Fig. 875 *mr*), in dessen Centralkanal man noch immer eine nach hinten gerichtete Flimmerung erkennt, zeigt an seinem vordersten Ende eine Anschwellung, im Bereiche welcher nicht bloss die Wände verdickt erscheinen, sondern auch der Centralkanal erweitert ist. Schon in sehr jungen Stadien kann man in der ventralen Wand des Medullarrohres im fünften Metamer einen Pigmentfleck erkennen (Fig. 875). Später tritt ein ähnlicher, als Augenfleck fungirender am Vorderende der Gehirnanschwellung auf (Fig. 876, 877). Auch das Hinterende des Medullarrohres erscheint erweitert (Fig. 875), und diese Anschwellung enthält das indifferente Material, welches bei dem fortschreitenden Wachsthum immer neue Parthien des Medullarrohres producirt. Dieses erweiterte Hinterende zeigt sich um das hintere Ende der Chorda ventralwärts herumgebogen. An dieser Stelle findet sich sodann die Communication mit dem Darmrohre (Canalis neurentericus, *cn* in Fig. 875).

An Querschnitten kann man das Medullarrohr als aus einer einfachen Zellschicht zusammengesetzt erkennen (Fig. 871 *n*). Die ersten erkennbaren Nervenfasern treten ventralwärts in den seitlichen Ecken, der Chorda anliegend, auf.

Die Anlage des **Mesoderms** besteht aus der Reihe der hinter einander folgenden **Ursegmente** (Fig. 873 *us'*, *us''*) und aus einem hintersten unsegmentirten Abschnitt, den **Mesodermfalten** (*mf*), welche (nach Hatschek) mit den Polzellen des Mesoderms abschliessen sollen (*mp*). Im Bereiche der Mesodermfalten communicirt das Cölom anfangs noch mit der Darmhöhle. Später jedoch schnüren sich auch die Mesodermfalten hier hinten vollständig von dem Entodermsacke ab, und da sich auch das Hinterende der Chordaanlage in ähnlicher Weise von dem Darmkanal emancipirt, so stellt in späteren Stadien der Canalis neurentericus eine einfache Communication zwischen dem ventralwärts gekrümmten Hinterende des Medullarrohrs und dem hintersten Ende des Darmcanals dar.

Schon in den Stadien mit acht Ursegmenten zeigen sich die ersten Andeutungen jener Asymmetrie, durch welche die spätere Gestaltung des Körpers beeinflusst erscheint. Es zeigt sich, dass die Ursegmente der rechten Körperseite etwas weiter nach hinten liegen, als die der linken. (Vgl. die ganz ausgezeichneten und die punktirten Segmentgrenzen in Fig. 874.) Diese asymmetrische Verschiebung der Ursegmente beträgt schliesslich die Ausdehnung eines halben Segmentes.

In dem Stadium mit neun Ursegmenten entsendet das vorderste Ursegment dorsalwärts zu den Seiten der Chordaanlage einen hohlen, nach vorne gerichteten Fortsatz (*m* in Fig. 873), welcher allmählich bis in die Spitze des Körpers nach vorne wächst. Dieser Kopffortsatz des Mesoderms liefert die Mesodermgebilde der vordersten Körperregion. Derselbe wird neuerdings von Hatschek (No. 8) als das Rudiment eines selbstständigen vordersten Ursegmentpaares gedeutet, so dass jenes Ursegment, welches

wir bisher als das erste bezeichnet haben, eigentlich als das zweite anzusprechen wäre.

Die Wände, welche die auf einander folgenden Ursegmente von einander trennen, die sog. Dissepimente, verlaufen anfangs geradlinig von der Rücken- zur Bauchseite (Fig. 872 *A*). Später krümmen sie sich nach hinten (Fig. 873), und schliesslich entwickelt sich die für Amphioxus charakteristische Knickung der Ursegmente in der Höhe der oberen Parthien der Chorda dorsalis (Fig. 874, 875).

Die Ursegmente liegen ursprünglich dorsal über dem Darmkanal (Fig. 870 *mk*). Später dehnen sie sich ventralwärts aus und umwachsen dabei den Darmkanal (Fig. 871). Dabei sind ursprünglich auch jene Theile des Cöloms, welche den Darmkanal umgeben, durch die ventrale Fortsetzung der Dissepimente in segmentale Abtheilungen zertheilt. Erst in jenen Stadien, in denen der Mund zum Durchbruche gelangt, werden die Dissepimente in ihrem ventralen Antheil rückgebildet, so dass dann der ventrale Theil des Cöloms, das von den Seitenplatten umschlossene Splanchnocöl die ganze Länge des Körpers als ein einheitlicher Raum durchsetzt. Die rechte Hälfte des Splanchnocöls steht mit der linken ventralwärts unterhalb des Darmkanals in offener Communication. Diese Vereinigung des ventralen Abschnittes der von beiden Seiten vorwachsenden Ursegmente wird nach Hatschek in der Weise angebahnt, dass sich zunächst ventralwärts zwischen Ectoderm und Darmkanal eine einfache Mesodermlamelle ausbreitet, welche die Ursegmente beiderseits verbindet. In dieser ventralen Mesodermlamelle tritt die Anlage des ersten erkennbaren Blutgefässes, der **Subintestinalvene**, auf. Dieselbe liegt später an der Ventralseite des Darmkanals, von der Splanchnopleura bedeckt. Die erste Anlage der Subintestinalvene lässt sich als ein heller Kanal vom hinteren Körperende nach vorne verfolgen (Fig. 875, 876 *sv*). Im Bereiche des zweiten Ursegmentes wird sie durch die in der ventralen Medianebene sich bildende erste Kiemenanlage nach der rechten Körperseite abgelenkt, wo sie in der Region der kolbenförmigen Drüse — wie es scheint — blind endigt. Ueber die erste Entwicklung dieses Gefässes sind wir noch im Unklaren. Kowalevsky leitete dasselbe auf frei in der Leibeshöhle liegende Zellen zurück, welche einen zunächst soliden, erst später sich aushöhlenden Strang bilden sollten.

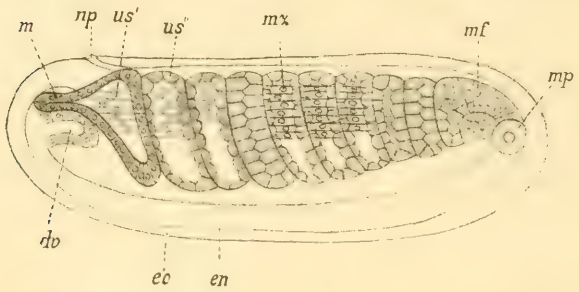


Fig. 873. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit neun Ursegmenten (nach Hatschek). Im fünften bis siebenten Ursegmente sind die Muskelbildungszellen (*mz*) scharf eingezeichnet.

dv vorderes Entodermdivertikel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Kopffortsatz des ersten Ursegmentes, *mf* Mesodermfalten, *mp* Polzellen des Mesoderms, *mz* Muskelbildungszellen, *np* Neuroporus, *us'* erstes Ursegment, *us''* zweites Ursegment.

Bei der allmählichen Vergrösserung der Höhlen der Ursegmente werden die Zellen ihrer Wand immer mehr abgeplattet. Davon sind die der Chorda

dorsalis seitlich anliegenden Zellen ausgenommen, welche sich zu hohen, im Querschnitte kolbig erscheinenden Elementen umwandeln und die Anlage der **Seitenrumpfmuskel** darstellen (Fig. 871). Diese Zellen enthalten in ihrem kolbigen freien Ende den Zellkern, während sie in ihrem basalen, der Chorda zugewendeten Abschnitte je eine Muskelfibrille zur Abscheidung bringen. Jede dieser Muskelzellen durchsetzt die ganze Länge ihres Ursegments (Fig. 873 *mz*) und reiht sich an die entsprechenden der angrenzenden Ursegmente an. Die abgeschiedenen Muskelfibrillen dagegen ziehen continuirlich durch die auf einander folgenden Ursegmente. Es wird demnach jede Muskelfibrille von einer ganzen Reihe hinter einander gelegener Muskelzellen zur Abscheidung gebracht. An den Muskelfibrillen lässt sich frühzeitig Querstreifung nachweisen.

An der **Chorda** ist hauptsächlich das beträchtliche Auswachsen des Vorderendes zu erwähnen (Fig. 874, 875). Sie erstreckt sich nun bis in die vorderste Spitze des Körpers, ein Merkmal, durch welches sich Amphioxus sowohl von den Tunicaten als auch von den Vertebraten unterscheidet. Wir haben schon oben erwähnt, dass das hintere Ende der

Fig. 874. Stadium von Amphioxus mit dreizehn Ursegmenten (nach Hatschek); die Ursegmentgrenzen der linken Seite sind mit ganzen, die der rechten Seite mit punktirten Linien eingezeichnet.

cn Canalis neurentericus, *dr* Anlage der kolbenförmigen Drüse, *dv'* rechtes, *dv''* linkes, vorderes Entodermdivertikel, *np* Neuroporus.

Chordaanlage sich in späteren Stadien auf ähnliche Weise von der Darmwand abschnürt, wie die Mesodermfalten, und dann selbstständig wird. Inzwischen treten jene histologischen Umwandlungen ein, durch welche das definitive Verhalten der Chorda vorgebildet wird. Die Chorda zeigt sich an Querschnitten aus ungefähr vier über einander liegenden Zellen zusammengesetzt (Fig. 871). In dem Plasma dieser Zellen treten nun zunächst kleine, rundliche Vacuolen auf. Während diese Vacuolen in der Reihe der obersten und untersten Zellen klein bleiben, fliessen sie im Bereich der beiden mittleren Zellreihen zu grossen Vacuolen zusammen, und gleichzeitig findet hier eine derartige Umordnung statt, dass je eine grosse, von vorn nach hinten comprimirte Vacuole mit einer Zelle abwechselt. Die mittleren Chordazellen stellen dann Scheidewände zwischen den aufeinander folgenden grossen Vacuolen dar. Ein ähnliches Entwicklungsstadium haben wir oben (pag. 1289) für die Chorda der Ascidien geschildert. Nach den Untersuchungen von Lwoff (No 16) stimmt das Chordagewebe von Amphioxus im Wesentlichen mit dem der Wirbelthiere überein. Es besteht aus blasigen, abgeflachten Zellen. Was man als Chordaplatten bezeichnet hat, scheint ein Artefact zu sein.

Auch im Bereiche des **Entoderms** machen sich wichtige Umwandlungen geltend. Zunächst schnüren sich von jener vordersten Parthie des Entodermsackes, welche vor dem ersten Ursegmente gelegen ist, zwei

seitliche, unter dem Kopffortsatz des ersten Ursegmentes befindliche Divertikel (Fig. 873 *do*) ab, welche von Hatschek als vordere Entodermsäckchen bezeichnet werden. Neuerdings nimmt Hatschek dieselben als ein vorderstes Paar von Kiementaschen in Anspruch (No. 8). Das spätere Schicksal dieser beiden, ursprünglich gleich gestalteten Divertikel, ist ein sehr verschiedenes. Das rechte Säckchen (Fig. 874 *dv'*) vergrössert sich bedeutend und, indem es das Vorderende des Darmkanals nach hinten drängt, füllt es den vorderen unter der Chorda gelegenen Raum in der schnauzenähnlichen Verlängerung des Körpers vollkommen aus (Fig. 875 *h*). Das linke Säckchen (Fig. 874 *dv''*) dagegen bleibt klein und rückt nicht nach vorne. Es liegt in späteren Stadien quer unter der Chorda und gewinnt eine Oeffnung nach aussen (Fig. 875 *w*), welche vor und über der Mundöffnung gelegen ist. An dem Säckchen selbst kann man einen stärker flimmernden Mündungsabschnitt und einen kleineren, nach rechts gelegenen, blinden Endabschnitt unterscheiden.

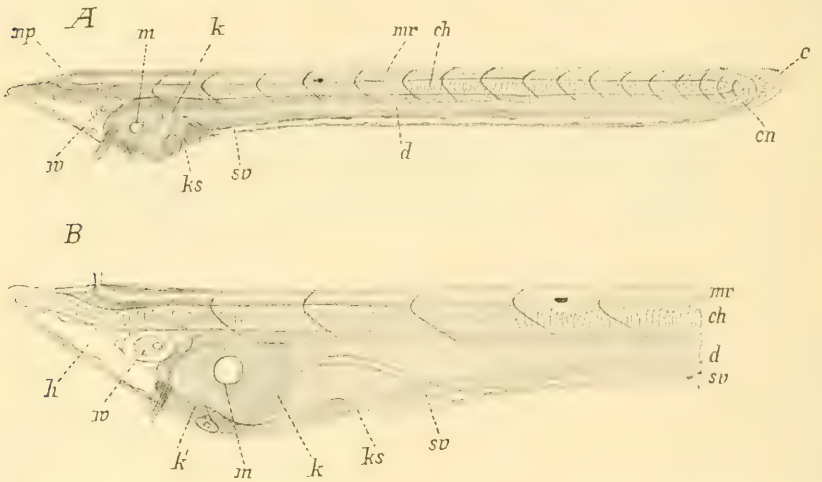


Fig. 875. *A* Amphioxuslarve mit Anlage der Mundöffnung und der ersten Kiemenspalte, von der linken Körperseite gesehen (nach Hatschek).

B Vorderende derselben Larve, stärker vergrössert.

c larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *d* Darmkanal, *h* Höhle, aus der Umwandlung des rechten vorderen Entodermsäckchens hervorgegangen, *k* kolbenförmige Drüse, *k'* Mündungsabschnitt derselben, *ks* Kiemenspalte, *m* Mund, *mr* Medullarrohr, *np* Neuroporus, *sv* Subintestinalvene, *w* Wimperorgan.

Dieses Säckchen, an welches später ein Nerv herantritt, wurde von Kowalevsky als eigenthümliches Sinnesorgan der Larve bezeichnet. Aus dem Mündungsabschnitt geht das sog. Räderorgan, welches sich in die Mundhöhle des ausgebildeten Thieres öffnet, hervor.

Die beiden vorderen Entodermdivertikel haben die mannigfachsten Deutungen erfahren. Wir haben schon erwähnt, dass Hatschek (No. 8) in ihnen das vorderste Kiementaschenpaar erblickt. Van Wijhe (No. 22) nimmt neuerdings die Oeffnung des linken Entodermsäckchens als primären Mund (Autostoma) von Amphioxus in Anspruch, welcher dem Munde der Tunicaten homolog sein soll. Das aus dem Entodermsäckchen sich entwickelnde Wimperorgan, nebst der Hatschek'schen Grube vergleicht Van Wijhe mit dem Tubercule hypophysaire (Flimmergrube) der Tunicaten. Dagegen soll das

rechte Entodermsäckchen, welches nur scheinbar ein Antimer des linken darstelle, dem vorderen Kopfsomit der Selachier entsprechen, aus welchem sich die vom Oculomotorius versorgten Augenmuskeln entwickeln. Bekanntlich hat Bateson (No. 26) die beiden vorderen Entodermsäckchen dem Eichelcölom, und die Ausmündung des linken dem Eichelporus von Balanoglossus verglichen.

Ein weiteres Derivat des Entoderms ist die bereits von M. Schultze, sowie von Leuckart und Pagenstecher gesehene sog. kolbenförmige Drüse (Fig. 875, 876 *k*). Dieselbe liegt im Bereiche des ersten Ursegmentes und entsteht als eine quere Faltenbildung des Darmes (Fig. 874 *dr*), welche an der rechten Körperseite besonders deutlich ausgeprägt ist und von dieser ventralwärts nach der linken Seite herüberzieht. Später schnürt sich diese Falte als ein selbstständiges Rohr von dem Darm ab

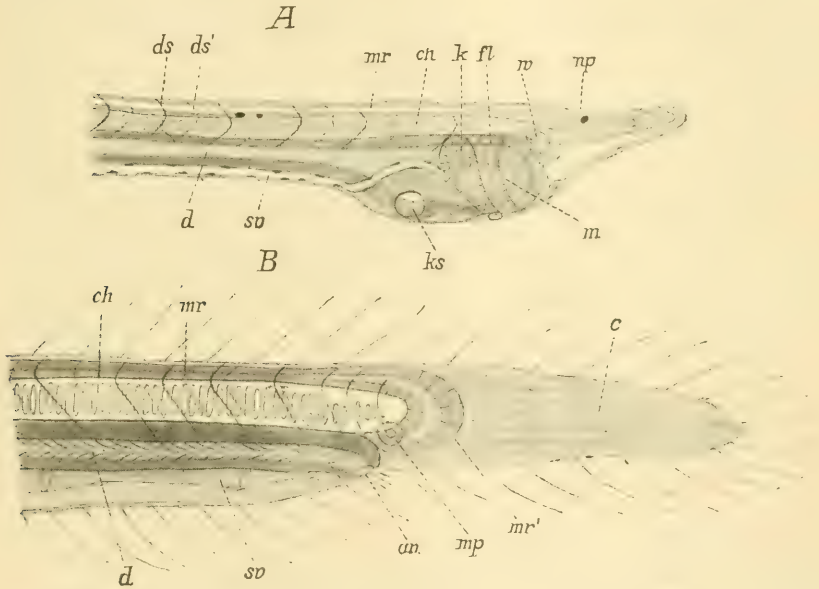


Fig. 876. *A* Vorderende einer etwas älteren Larve als Fig. 875, von der rechten Körperseite gesehen.

B Hinterende desselben Stadiums, von der linken Seite.

an Anus, *c* larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *ds* Dissepimente der dem Beschauer zugekehrten Körperseite, *ds'* Dissepimente der vom Beschauer abgewendeten Körperseite, *fl* Flimmerstreifen (Endostylanlage), *k* kolbenförmige Drüse, *ks* Kiemenspalte, *m* Mund, *mp* Polzellen des Mesoderms, *mr* Medullarrohr, *mr'* Hinterende des Medullarrohres, *np* Neuroporus, *sv* Subintestinalvene, *w* Wimperorgan.

Sie stellt dann die kolbenförmige Drüse dar, deren rechter, blind endigender Abschnitt erweitert ist, während der verengte linke Abschnitt vor der Mundspalte nach aussen mündet (Fig. 875 *k'*). In späteren Stadien gewinnt das rechte blinde Ende der kolbenförmigen Drüse (nach Ray Lankester und Willey) eine Communication mit dem Darmlumen.

Dicht vor der kolbenförmigen Drüse findet sich ein querverlaufender Flimmerstreif (Fig. 876 *A*, *fl*), welcher nach Willey die erste Anlage des Endostyls darstellt.

Die **Mundöffnung** (Fig. 875 *m*) kommt an der linken Seite des Körpers in der Region des ersten Segmentes zum Durchbruch. Es bildet sich hier zunächst eine scheibenförmige Verdickung des Ectoderms, an deren Innenseite die Darmwand dicht anliegt, da in diesem Bereiche das Mesoderm nicht so weit ventralwärts vorwächst. In der Mitte dieser Ectodermverdickung bildet sich die larvale Mundöffnung als eine anfangs enge, bald sich jedoch erweiternde Durchbrechung. Dementsprechend ist die Mundöffnung von einem verdickten Ectodermwalle umgeben.

Nach einem etwas anderen Typus erfolgt bald darauf die Bildung der **ersten Kiemenspalte** (Fig. 875 *ks*) in der ventralen Region des zweiten Körpersegmentes. Hier bildet sich eine kleine Ausbuchtung des Entoderms, in deren Umkreise die Entodermzellen höher und von hellerer Beschaffenheit erscheinen. Es bildet sich so eine verdickte, dem Entoderm angehörige Scheibe, in deren Mitte die oben erwähnte Einsenkung bald nach aussen durchbricht. Das Ectoderm ist im Umkreise der ersten Kiemenspalte nicht verdickt, dagegen bildet das Entoderm einen ringförmigen, den inneren Rand der Kiemenspalte darstellenden Wall. Die so entstandene erste primäre Kiemenspalte rückt bald an die rechte Körperseite (Fig. 876 *A*).

Nach dem Durchbruch des Mundes und der ersten Kiemenspalte werden die Mündungen des (aus dem linken Darmsäckchen hervorgegangenen) Flimmerorgans und der kolbenförmigen Drüse nach aussen durchgängig.

Die **Afteröffnung** bricht an dem hintersten Ende des Darmkanals an der linken Körperseite nach aussen durch (Fig. 876 *B*, an). Gleichzeitig wird die hier zwischen dem Darm und dem ventralwärts gekrümmten Ende des Medullarrohrs bestehende Communication (Canalis neurentericus) aufgehoben (Fig. 876 *B*).

Nach vollzogenem Durchbruche der genannten Körperöffnungen ist die Larve zu selbstständiger Nahrungsaufnahme befähigt.

Spätere Larvenstadien.

Die Entwicklung der weiteren Stadien zerfällt in drei auf einander folgende Abschnitte:

I. Hinter der ersten Kiemenspalte entwickelt sich eine Reihe von weiteren (bis zu 14) sog. primären Kiemenspalten (Willey), welche zum grössten Theil an die rechte Seite des Pharynx rücken. Es entstehen die Metapleuralfalten, und es beginnt von hinten der Verschluss des Atriums. Die Ursegmente vermehren sich bis zur Erreichung der dem ausgebildeten Thiere zukommenden Zahl (61 bei Amphioxus lanceolatus). Es entsteht die definitive unpaare Flosse mit ihren Flossenhöhlen (Fig. 877, 878).

II. Ueber der Reihe der primären Kiemenspalten entsteht eine zweite Reihe (secundäre Kiemenspalten nach Willey). Nach Schluss des Atriums rücken die primären Kiemenspalten an die linke Seite, während die secundären an der rechten Seite verbleiben. Der Larvenmund wird zum Velum umgewandelt, die definitive Mundöffnung entsteht durch Erhebung paariger Falten in der Umgebung des Larvenmundes. Der Mund rückt in die ventrale Mittellinie. Es erheben sich die Mundcirren. Die kolbenförmige Drüse wird zurückgebildet. Die Kiemenspalten werden durch Ausbildung der Zungenbalken verdoppelt. Der Leberblindsack kommt zur Entwicklung (Fig. 879, 880, 883).

III. Die Larve, welche im Wesentlichen der ausgebildeten Form schon sehr ähnlich ist, hat die pelagische Lebensweise aufgegeben und vergräbt sich im Sande. Während die bisher entstandenen, anfangs metamer geordneten Kiemenspalten näher zusammenrücken, wird die Zahl der Kiemenspalten durch weiter hinzukommende, paarig auftretende Spalten (tertiäre Kiemenspalten Willey) successive vermehrt. Die Vermehrung der tertiären Kiemenspalten erfolgt zeitlebens.

Wir haben oben pag. 1442 erwähnt, dass die erste primäre **Kiemenspalte**, welche in der ventralen Mittellinie des zweiten Rumpfsegmentes entstanden ist, bald eine Verschiebung nach der rechten Körperseite erleidet. In ganz der gleichen Weise bilden sich in den weiter hinten folgenden Körpersegmenten successive neue Kiemenspalten aus (Fig. 877, 878). welche auch in der ventralen Mittellinie entstehen und dann an die rechte Körperseite rücken. Die so entstandene und nun an der rechten Seite gelegene Reihe von primären Kiemenspalten ist dazu bestimmt, später an der linken Seite ihre definitive Lage einzunehmen. Die Zahl der nach einander zur Entstehung kommenden primären Kiemenspalten beträgt 12—15, meist finden sich deren 14. Ihre Lage ist streng metamer und zwar nach Hatschek (No. 8) intersegmental. Die Kiemenspalten entsprechen den Segmentgrenzen.

Hatschek (No. 8) betrachtet als vorderstes Kiemenspaltenpaar die oben erwähnten Entodermsäckchen. Sie entsprechen der hinteren Grenze des ersten Metamers (repräsentirt durch die Kopffortsätze des Mesoderms, welche Hatschek als ein rudimentäres Ursegmentpaar betrachtet). Als zweites Paar von Kiemenspalten betrachtet Hatschek die Pseudobranchialrinne (den vorderen Wimperbogen, welcher dem Flimmerbogen der Tunicaten homolog ist). Jene Kiemenspalte, welche wir oben als erste echte Kiemenspalte bezeichnet haben, würde demnach bereits das dritte Paar repräsentiren. Dieselbe ist rechts etwas kleiner als die übrigen; auch die hinter der neunten folgenden bleiben anfangs an

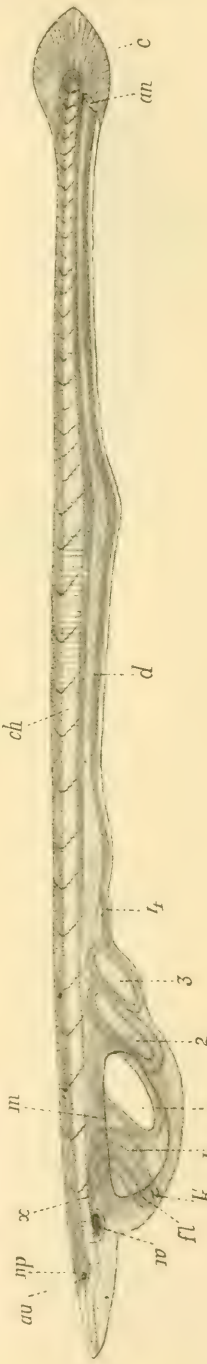


Fig. 877. Amphioxuslarve mit drei primären Kiemenspalten und mit sechsunddreissig Körpersegmenten (nach Ray Lankester und Willey).
1—3 erste bis dritte primäre Kiemenspalte, *4* Anlage der vierten Kiemenspalte, *an* Anus, *au* Augenfleck, *c* larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *fl* Flimmerstreifen (Endostylanlage), *k* kolbenförmige Drüse, *k'* Ausmündung derselben, *m* Mund, *np* Neuroporus, *w* Wimperorgan, *x* Hatschek's Nephridium.

Grösse etwas zurück und weichen aus ihrer medianen Lage nicht nach der rechten Körperseite ab.

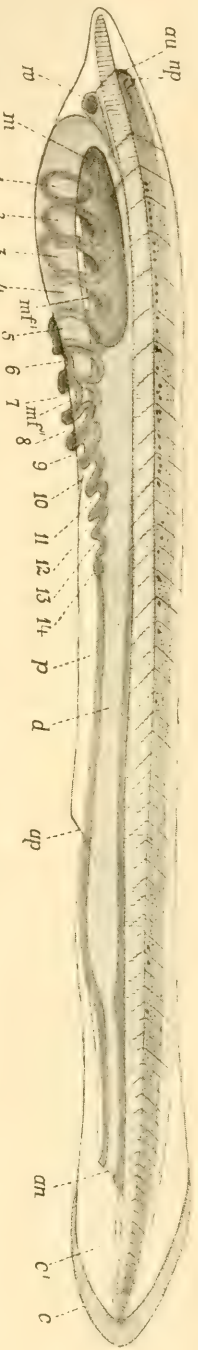


Fig. 878. Amphioxuslarve mit vierzehn primären Kiemenspalten und mit der vollen Zahl (einundsechzig) der Körpersegmente (nach Ray Lankester und Willey).

1—14 erste bis vierzehnte primäre Kiemenspalte, *an* Anus, *ap* Atrioporus, *au* Augenfleck, *c* larvale Schwanzflosse, *c'* definitive Schwanzflosse, *d* Darmkanal, *m* Mund, *mf'* Rand der rechten Metapleuralfalte, *mf''* Rand der linken Metapleuralfalte, *np* Neuroporus, *p* Peribranchialraum, *w* Wimperorgan.

Die Subintestinalvene, welche hinten median verläuft, wendet sich im Bereiche der Kiemenregion nach rechts und zieht dann über der Reihe der primären Kiemenspalten hin (Fig. 879 *si*). Wir haben schon oben (pag. 1438) gesehen, wie der Verlauf dieses Gefässes durch die Anlage der vordersten Kiemenspalte nach rechts abgelenkt wird. Die Lage dieses Gefässes kennzeichnet die spätere ventrale Mittellinie des Kiemenkorbes.

Bald entsteht nun an der rechten Körperseite über der Subintestinalvene eine längsverlaufende Leiste (Fig. 879 *k*), welche aus hinter einander folgenden und mit einander zusammenhängenden, ovalen Verdickungen zusammengesetzt erscheint. Diese Leiste, welche eine Verdickung der Pharynxwand darstellt, ist die Anlage einer neuen Reihe von Kiemenspalten, der secundären Kiemenspalten (Willey), welche später an der rechten Körperseite verbleiben sollen. Bald documentiren sie sich als solche, indem in der Mitte der ovalen Verdickungen unter gleichzeitiger Verschmelzung mit dem Ectoderm kleine, längsgestreckte Durchbrechungen auftreten (Fig. 879 *B*, I—VII). Gewöhnlich treten zunächst 6 secundäre Kiemenspaltenanlagen auf. Ihre Lage alternirt mit der der primären Kiemenspalten in ähnlicher Weise, wie wir dies oben (pag. 1437) für die Ursegmente der rechten und linken Körperhälfte angegeben haben. Die vorderste der erwähnten sechs secundären Kiemenspaltenanlagen liegt zwischen der 3. und 4. primären Kiemenspalte. Später vermehrt sich die Zahl der secundären Kiemenspalten, indem vorne noch eine hinzukommt, und hinten sich noch welche anfügen, so dass schliesslich die Gesammtzahl der secundären Kiemenspalten 7—9, in den meisten Fällen 8 beträgt.

Die späteren Umwandlungen des Kiemenkorbes bestehen nun darin, dass die Reihe der primären Kiemenspalten von der rechten Körperseite über die Ventralfläche nach links herüberrückt. Die Mundöffnung ist inzwischen schon

von links nach vorne und ventralwärts verschoben worden. Die Subintestinalvene, welche unter der Endostylanlage gelegen ist, nimmt nun die ventrale Mittellinie ein, während die secundären Kiemenspalten an der rechten Körperseite verbleiben (Fig. 880). Gleichzeitig findet eine Reduction der Zahl der primären Kiemenspalten statt, indem die vorderste und einige der hintersten primären Kiemenspalten sich schliessen und vollständig verschwinden (12 in Fig. 880), so dass schliesslich die Zahl der Kiemenspalten an der rechten und linken Körperseite gleich ist. Die genannten Umwandlungen hat man als den Process der Symmetrisirung (Symmetrisation) des Kiemenkorbs bezeichnet. Sie führen zu einem Endstadium, in welchem jederseits die gleiche Zahl (7—9, meist 8) Kiemenspalten vorhanden ist. Dieses Stadium, welches eine längere Ruhepause der Entwicklung bezeichnet, während dessen nur die Endostylanlage weiter nach hinten wächst und die vorhandenen Kiemenspalten

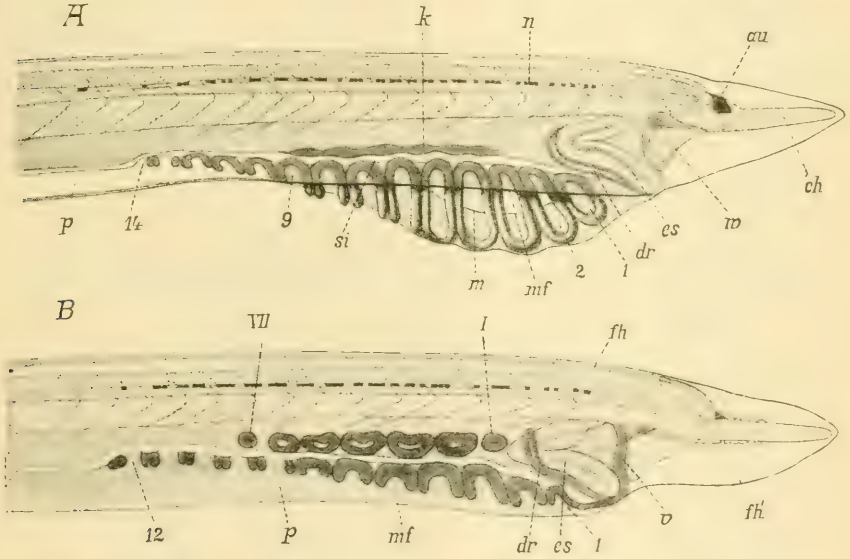


Fig. 879. Zwei spätere Larvenstadien von Amphioxus, von der rechten Seite gesehen (nach Willey).

1, *2*, *9*, *12*, *14*, erste, zweite, neunte, zwölfte, vierzehnte primäre Kiemenspalte, I—*VII* erste bis siebente secundäre Kiemenspalte, *au* Augenfleck, *ch* Chorda, *dr* kolbenförmige Drüse, *es* Endostylanlage, *fh* dorsale Flossenhöhlen, *fh'* ventrale Flossenhöhlen, *m* Mundrand, *mf* Rand der rechten Metapleuralfalte, *k* Anlage der secundären Kiemenspalten, *n* Neuralrohr, *p* Peribranchialraum, *si* Subintestinalvene, *v* Velum, *w* Wimperorgan.

an Höhe gewinnen, wurde von Willey das kritische Stadium der Larvenentwicklung genannt. Willey hebt hervor, dass die Zahl der Kiemenspalten in diesem Stadium mit der typischen Zahl der Kiemenspalten bei den Vertebraten annähernd übereinstimmt.

Die bisher vorhandenen Kiemenspalten waren segmental angeordnet. Mit dem nun weiter folgenden Auftreten tertiärer Kiemenspalten, welche paarweise hinter den bereits vorhandenen Spalten hinzukommen, geht diese Beziehung der Kiemenspalten zu den Körpersegmenten verloren. Es werden dann auch die vordersten, ursprünglich segmental an-

geordneten Kiemenspalten (die primären und secundären) nach vorne zusammengedrängt.

Die primären Kiemenspalten erscheinen schon frühzeitig nach der queren Richtung des Körpers etwas in die Länge gezogen (Fig. 879, 880). Die secundären Spalten dagegen sind anfangs senkrecht auf diese Richtung, also parallel zur Längsaxe des Körpers verlängert (Fig. 880). Erst in späteren Stadien strecken auch sie sich nach der queren Richtung des Körpers.

Schon während der oben geschilderten Umwandlungen im Bereiche des Kiemenkorbes wird die Zahl der Kiemenspalten (sowohl der primären, als der secundären) dadurch verdoppelt, dass jede Spalte durch einen von der Dorsalseite ihres Randes hervorwachsenden Zapfen in zwei Hälften zertheilt wird (Fig. 880). Solange dieser Zapfen (die Anlage des sog. Zungenbalkens) den unteren Rand der Kiemenspalte noch nicht erreicht hat, nimmt dieselbe eine Hufeisenform an, welche an die Gestalt der Kiemenspalten von Balanoglossus erinnert. Schliesslich verwächst dieser Zapfen mit einer von dem unteren Rande der Kiemenspalten ihm entgegen wachsenden Erhebung. Jede Kiemenspalte wird hierdurch in zwei Spalten zertheilt. Entsprechend dieser Art der Entwicklung kann man am ausgebildeten Thiere zwischen den Kiemenspalten in alternirender

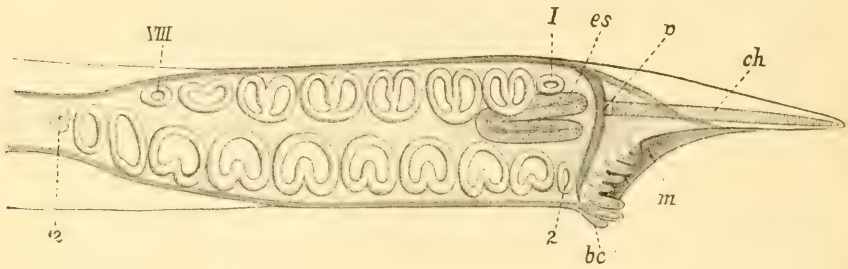


Fig. 880. Ventralseite einer späteren Amphioxuslarve (nach Willey). *2—12*, zweite bis zwölfte primäre Kiemenspalte, *I—VIII* erste bis achte secundäre Kiemenspalte, *bc* Buccalcirren, *ch* Chorda, *es* Endostyl, *m* Mund, *v* Velum. Die zwölfte primäre Kiemenspalte ist im Verschwinden begriffen.

Reihenfolge „primäre Balken“ und „Zungenbalken“ unterscheiden, welche in Bezug auf das anatomische Detail wesentlich verschieden sind, wie dies neuerdings durch Ray Lankester (No. 12), Spengel (No. 19) und Boveri (No. 2) geschildert wurde. Hier sei nur erwähnt, dass die primären Balken von einem Kanal der Leibeshöhle durchzogen sind, während ein solcher in den Zungenbalken fehlt. Erst verhältnissmässig spät entwickeln sich die von einem primären Balken zum nächstfolgenden in schräg horizontaler Richtung ziehenden Synaptikel (Fig. 899 *s*).

Während die soeben geschilderten Entwicklungsvorgänge den Kiemenkorb seiner definitiven Ausbildung entgegenführen, entwickelt sich ein die Aussenseite desselben umgebender Raum, **der Peribranchialraum.** Früher stellte man sich im Anschlusse an Kowalevsky und Rolph die Entstehung desselben derart vor, dass zwei seitliche Längsfalten die Kiemenspaltenregion nach Art eines Kiemendeckels vollständig überwachsen und in der ventralen Mittellinie mit einander verschmelzen, so dass schliesslich nur der Atrioporus, als übrigbleibender Rest der ursprünglich weiten, zwischen den beiden Peribranchialfalten vorhandenen

Oeffnung, die Communication des Peribranchialraums mit dem umgebenden Medium vermittelt. Indessen haben die Untersuchungen von Ray Lankester und Willey unsere Anschauung über die Entwicklung des Peribranchialraums einigermassen modificirt. Die erste Anlage für die Entwicklung dieses Raumes ist allerdings in zwei Falten gegeben (Fig. 881 *A*), welche wir als Seitenfalten oder Metapleuralfalten (*lf* und *rf*) bezeichnen. In diesen Falten entwickelt sich ein Hohlraum (Fig. 898 *of*), welcher nach Kowalevsky ein abgetrennter Theil der Leibeshöhle sein sollte. Dieser Raum, welcher als Seitenfaltenhöhle (nach Hatschek als Oberfaltenhöhle) bezeichnet wird, wird von Ray Lankester und Willey nicht dem Cölom zugerechnet, sondern als ein Lymphsinus (Pseudocöl) betrachtet. Nach Hatschek dagegen scheint er dem Myocöl zuzurechnen zu sein.

Die Seitenfalten liegen anfangs einander sehr nahe an der Ventralseite der Larve (Fig. 881). Man findet sie bei Larven, an deren rechter Körperseite 9 oder 10 primäre Kiemenspalten zur Entwicklung gekommen sind. Hinter dieser Region liegen die Seitenfalten bilateralsymmetrisch zu beiden Seiten der Medianlinie. In der Region der Kiemenspalten dagegen werden sie nach rechts abgelenkt (Fig. 881). Die rechte

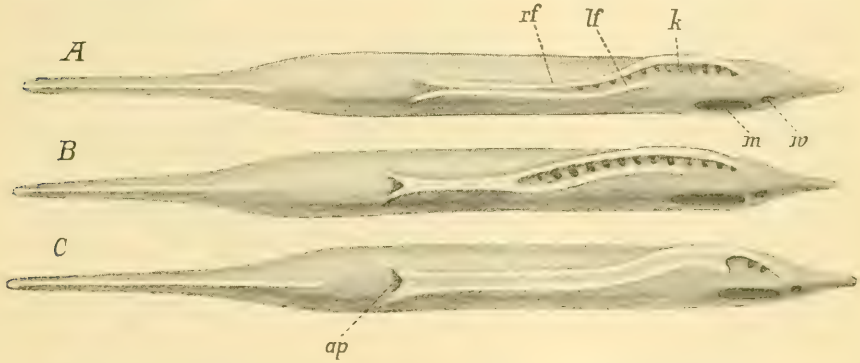


Fig. 881. Drei Larvenstadien von Amphioxus von der Ventralseite gesehen (nach Ray Lankester und Willey).

A Die beiden Metapleuralfalten sind noch selbstständig.

B Die Metapleuralfalten sind hinten mit einander verwachsen.

C Die Metapleuralfalten sind der ganzen Länge nach mit einander verwachsen.

ap Atrioporus, *k* Kiemenspalten, *lf* linke Metapleuralfalte, *m* Mund, *rf* rechte Metapleuralfalte, *w* Wimperorgan.

Seitenfalte (*rf*) zieht an der rechten Körperseite über den Kiemenspalten nach vorne und biegt vor den Kiemenspalten wieder gegen die Medianlinie. Sie überdeckt von aussen die obere Parthie der Kiemenspalten. Die linke Seitenfalte (*lf*) ist anfangs im vorderen Theile nur wenig entwickelt und hält in der Kiemenspaltenregion ungefähr die Medianlinie ein.

Die Seitenfalten begrenzen eine längs der Ventralseite verlaufende Rinne, welche die erste Anlage des Peribranchialraumes darstellt. Diese Rinne schliesst sich zunächst im hintersten Abschnitt der Seitenfalten (Fig. 881 *B*), indem an der inneren Seite dieser Falten zwei leistenförmige Vorsprünge (Subatrialleisten, subatrial ridges Ray Lank. u. Willey) gegen einander wachsen (Fig. 882 *A*, *sl*) und mit einander verschmelzen (Fig. 882 *B*). Durch die Verwachsung der Subatrialleisten ist der Boden der Peribranchialhöhle gebildet. In diesem Theile treten später die von Hatschek (No. 8) als Unterfaltenhöhle bezeichneten Theile der

Leibeshöhle auf (Fig. 898 *uf*). Die Verwachsung der Subatrialleisten schreitet von hinten nach vorne vor (Fig. 881 *B* und *C*), bis schliesslich der Peribranchialraum nach aussen vollkommen geschlossen erscheint. Nur im hintersten Abschnitte bleiben die Seitenfalten von einander getrennt. Die hier erhalten bleibende Oeffnung ist der Atrioporus (Fig. 881 *ap*). Die Seitenfalten sind auch im ausgebildeten Thiere als vorspringende Leisten der Körperwand, welche vom Munde bis gegen den Atrioporus verlaufen, zu erkennen.

Der so gebildete Peribranchialraum stellt anfangs ein Rohr mit verhältnissmässig engem Lumen dar (Fig. 882 *B*, *p*). Erst secundär erweitert sich dasselbe (Fig. 882 *C*), während die Seitenfalten beträchtlich auseinanderrücken, und indem der Peribranchialraum zwischen der Darmwand und der Körperwand emporwächst, kommt es zu einer fast vollständigen Umwachsung des Darmkanals (Fig. 898 *p*). Der über den Seitenfalten gelegene Theil der Aussenwand des Peribranchialraumes (die sog.

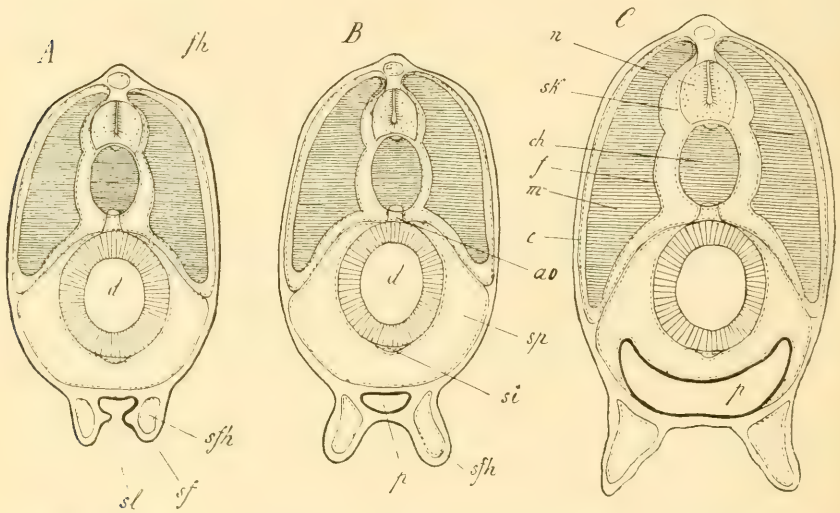


Fig. 882. Drei schematische Querschnitte durch ältere Larvenstadien von Amphioxus zur Darstellung der Entwicklung des Peribranchialraumes (nach Ray Lankester und Willey).

ao Aorta, *c* Cutisblatt, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *f* Fascienblatt, *fh* dorsale Flossenhöhlen; *m* Muskelblatt, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialraum, *sf* Seitenfalten (Metapleuralfalten), *sfh* Seitenfaltenhöhlen, *si* Subintestinalvene, *sk* Sklerablatt, *sl* Subatrialleisten, *sp* Splanchnocöl.

Epipleuren Ray Lankester's) ist demnach nicht durch Faltenbildung entstanden, sondern ein Theil der ursprünglich an dieser Stelle vorhandenen Körperwand.

Die Entstehung des Peribranchialraumes bei Amphioxus erinnert einigermaassen an die der gleichnamigen Höhle bei den Ascidien, wo dieselbe in Form paariger Einstülpungen angelegt wird (vgl. pag. 1292), welche auch erst durch secundäres Wachsthum den Pharynx umgreifen.

Die Aussenwand des Peribranchialraumes kann nicht mit dem Kiemendeckel der Fische homologisirt werden, da letzterer eine Faltenbildung darstellt, welche ausschliesslich dem Hyomandibularbogen angehört.

Die Seitenfalten oder Metapleuralfalten sind verschiedentlich mit der primären paarigen Seitenflosse der Wirbelthiere homologisirt worden (Ray Lankester und Willey, Hatschek). Nach Hatschek (No. 8) stellen sie nur besondere Theile eines ventralen Faltensystems dar, welches im vordersten Körpertheil als unpaare ventrale Flosse des Rostrums entwickelt ist, in der Mundregion die seitliche Mundwand bildet, in der Kiemenregion die Metapleuralfalte und schliesslich hinter dem Atrioporus die vor und hinter dem After sich ausdehnende, unpaare, ventrale Flosse. Die in den Subatrialleisten zur Entwicklung kommenden „unteren Faltenhöhlen" sollen den ventralen Flossenhöhlen der unpaaren ventralen Flosse entsprechen.

Wir haben bereits oben (pag. 1441) einen an der rechten Seite der Pharynxwand vor der kolbenförmigen Drüse gelegenen Flimmerstreifen (Fig. 876 *fl*) erwähnt. Dieser Flimmerstreifen, welcher eine etwas hellere Innenzone erkennen lässt, wiederholt die Gestalt der kolbenförmigen Drüse, so dass er an den Abbildungen wie ein Schatten oder wie eine Verdoppelung der letzteren erscheint. Es ist die Anlage des **Endostyls.** Dieselbe weist schon in frühen Stadien eine Einknickung nach hinten auf (Fig. 879 *A*, *cs*), durch welche sie in eine kürzere obere und eine längere untere Hälfte getheilt wird. Entsprechend dieser Einknickung wächst die Endostylanlage in späteren Stadien nach hinten aus (Fig. 879 *B*), so dass

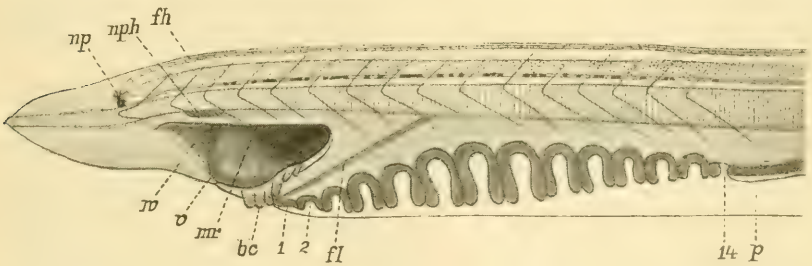


Fig. 883. Ansicht des Stadiums Fig. 879 *B* von der linken Körperseite (nach Willey).

1, *2*, *14* erste, zweite, vierzehnte primäre Kiemenspalte, *bc* Buccalcirrhen, *fl* Flimmerbogen, *fh* dorsale Flossenhöhlen, *mr* Mundfalte, *np* Neuroporus, *nph* Nephridium Hatschek's, *p* Peribranchialhöhle, *v* Velum, *w* Räderorgan.

sie sich über die kolbenförmige Drüse hinweg in den Raum zwischen der Reihe der primären und der secundären Kiemenspalten nach hinten schiebt. Ihre Lage entspricht dann der Subintestinalvene. Bei den obenerwähnten Verschiebungen, welche im Bereiche des Kiemenkorbes stattfinden, gelangt die Endostylanlage schliesslich von der rechten Körperseite nach der ventralen Mittellinie (Fig. 880 *cs*). Die obere Hälfte der eingeknickten Anlage wird zur rechten, die untere Hälfte zur linken Parthie des ausgebildeten Endostyls. Frühzeitig kann man von den vorderen Enden der Endostylanlage zwei nach der Dorsalseite der Pharynxwand aufsteigende Flimmerbogen (Fig. 883 *fl*) erkennen, welche sich nach hinten in die bewimperten Hyperpharyngealbänder fortsetzen. Ihr Anfangstheil entspricht den Flimmerbogen (Pericoronalbogen) der Ascidien (Willey).

Die Bildung der **definitiven Mundöffnung** ist hauptsächlich von Willey eingehender geschildert worden. Die Verlagerung, welche die Mundöffnung erleidet, ist eine derartige, dass sie von der linken Körperseite nach vorne und gegen die Ventralseite rückt, so dass sie schliesslich

an der Ventralseite eine median-symmetrische Lage einnimmt. Gleichzeitig wird dieselbe durch eine secundäre Faltenbildung (Fig. 883 *mr*) der Körperwand überwachsen, wodurch das Stomodaeum oder die Mundbucht gebildet wird. Die primäre Mundöffnung der Larve rückt hierbei in den Grund der Mundbucht und erhält sich in der Gestalt des sog. Velums (*v*), an welchem sich bald die ersten Anlagen der Velartentakel erkennen lassen. Von diesen treten zunächst vier auf: zwei seitliche, ein oberer und ein unterer. Später wird die Zahl auf zwölf vermehrt. In der unteren der beiden secundären Mundfalten treten bald die ersten Anlagen des die Mundcirren (Fig. 883 *bc*) stützenden knorpeligen Skelettes auf, in Gestalt von rundlichen Verdichtungen des mesodermalen Gewebes. Jedem derartigen knorpeligen Kügelchen entspricht in späteren Stadien ein Auswuchs des Mundrandes, welcher sich in einen Cirrus umwandelt. Die Anbildung neuer Cirren vollzieht sich im Bereiche der unteren Mundlippe vor und hinter den bereits gebildeten, während das Verhalten der ausgebildeten Form Ray Lankester schliessen liess, dass die medianen Cirren des ventralen Mundrandes der Entstehung nach die jüngsten seien.

Nach Entstehung der secundären Mundfalten müssen jene Organe, deren Ausmündungsstellen sich in unmittelbarer Nähe des Larvenmundes befanden, in die Mundbucht münden. Es sind diess die kolbenförmige Drüse und das sog. Räderorgan, welches die Ausmündungsstelle des aus dem linken vorderen Ectodermsäckchen hervorgegangenen Sinnesorganes bezeichnet.

Von den beiden Falten, durch deren Erhebung die definitive Mundöffnung gebildet wird, setzt sich die untere nach vorn continuirlich in die unpaare Flosse fort (Ray Lankester). Ray Lankester hat bereits die Mundfalten als die vordere Fortsetzung der sogenannten Epipleuren (Seitenwände des Peribranchialraumes) in Anspruch genommen, und Hatschek (No. 8) ist dieser Auffassung beigetreten, indem er sich auf die Verhältnisse der Leibeshöhlenräume in den genannten Parthien stützt. Nach Willey soll allerdings die Entstehung der Mundfalten von den sogenannten Metapleuren oder Seitenfalten unabhängig geschehen.

Eine andere Auffassung wird neuerdings von Van Wijhe (No. 22) vertreten. Nach Van Wijhe gehören die secundären Mundfalten beide ausschliesslich der linken Körperseite an. Es lässt sich dies aus den Verhältnissen der Innervation, sowie aus dem Umstande erschliessen, dass nur die linke Seitenfaltenhöhle sich in die Lippe an der Aussenseite des mächtigen äusseren Lippenmuskels fortsetzt. Auch das gesammte Velum wird ausschliesslich von Nerven der linken Körperseite versorgt. Der definitive Mund von Amphioxus ist daher nach Van Wijhe, ebenso wie der Larvenmund, ein Organ der linken Körperseite trotz seiner anscheinend symmetrischen Lage.

Es ist schwer, sich nach den Beschreibungen von Willey ein Bild von den Lageverschiebungen, welche im Bereiche des Mundes vor sich gehen, zu machen. Nach Van Wijhe erfährt die Längsaxe des spaltförmigen Larvenmundes eine Drehung um 90°. Während sie ursprünglich der Körperaxe parallel läuft, stellt sie sich später quer zu derselben. In Folge dessen wird der vordere Theil des Larvenmundes (mit dem vorderen Mundwinkel) zur rechten Hälfte des Velums, während aus dem hinteren Mundwinkel die linke Hälfte des Velums hervorgeht. Eine ähnliche Verschiebung erfahren die Lippenfalten.

Van Wijhe hält den Mund von Amphioxus dem der Cranioten nicht für homolog. Ebenso bezweifelt er die Homologie des Velums von Amphioxus

und desjenigen der Cyclostomen. Nach Van Wijhe ist der Mund von Amphioxus eine linksseitig gelegene Kiemenspalte, welcher an der rechten Körperseite die kolbenförmige Drüse entsprechen soll. Van Wijhe homologisirt ihn mit dem linken Spritzloch der Selachier und mit der linken Kiemenspalte der Appendicularien (?).

In den späteren Larvenstadien, wenn bereits acht secundäre Kiemenspalten zum Durchbruche gekommen sind und die Zungenbalken sich zu bilden anfangen, verfällt die kolbenförmige Drüse einer Rückbildung, indem ihre Elemente den Zusammenhang verlieren, und schliesslich — wie es scheint — in das Innere des Darmkanals gerathen, wo sie vielleicht absorbirt werden. Jene Mündungsstelle der Drüse in den Darm, welche wir oben (pag. 1441) erwähnten, scheint bei dem Zerfall des Organes am längsten zu persistiren (Willey).

An den späteren Larvenstadien ist ferner ein Organ zu erkennen, welches von Hatschek (No. 5) aufgefunden und von diesem Autor (No. 14), sowie von Ray Lankester und Willey (No. 12 und 23) abgebildet und als **Niere** (**Nephridium**) bezeichnet wurde (Fig. 877 *x*). Dasselbe ist nur linksseitig entwickelt, in Gestalt eines mesodermalen Trichters und Kanals, welcher vor der Mundöffnung in der Region des ersten Metamers (zwischen der Wimpergrube und dem Munde) gelegen ist. Später verlängert sich das Organ nach hinten und findet sich an dem ausgebildeten Thiere als ein linksseitig unter der Chorda von dem vorderen Mundrande bis dicht hinter das Velum sich erstreckender Strang. Hatschek vermuthete die Ausmündung des Kanals in den Kiemendarm.

Die letztere Beobachtung wurde neuerdings von Van Wijhe (No. 22) bestätigt, welcher das in Rede stehende, von ihm als Schlundfortsatz bezeichnete Organ als den Rest der ursprünglich zwischen dem Darm und dem linken vorderen Entodermdivertikel bestehenden Communication deutet.

Wir haben bereits oben erwähnt, dass in jenen Larvenstadien, die auf das Stadium mit einer primären Kiemenspalte folgen, die Anzahl der Ursegmente sich stetig vermehrt, und zwar durch Neubildung von Ursegmenten von den Mesodermfalten am hinteren Körperende. Zur Zeit der Entstehung des Mundes und der ersten Kiemenspalte (Fig. 875) hat die Amphioxuslarve 14 Ursegmente, deren Höhlen bei ihrer Entstehung mit der Urdarmhöhle communicirten. Die später gebildeten Ursegmente werden von den abgeschnürten und selbstständig gewordenen Mesodermfalten aus geliefert (vgl. oben pag. 1437). Ihre Höhle steht demnach mit dem Urdarme von Anfang an in keiner Communication. Die Zahl der Körpersegmente des ausgebildeten Zustandes beträgt für Amphioxus lanceolatus ungefähr 61 und wird bereits vor dem Auftreten der secundären Kiemenspalten erreicht (Fig. 878).

Gleichzeitig mit der Vermehrung der Ursegmente kommt die definitive unpaare Flosse zur Entwicklung. Während die larvale Flosse (Fig. 875, 876, 877 *c*) in einer einfachen Verdickung des Ectoderms bestand (vgl. pag. 1437), im Bereiche welcher die Ectodermzellen pallisadenförmig auswuchsen, besteht die definitive Flosse (Fig. 878 *c'*) in einer Ectodermfalte, in welche sich besondere Abschnitte der Leibeshöhle, die Flossenhöhlen (Fig. 889, I' II'), erstrecken. Innerhalb dieser Flossenhöhlen kommen durch eine vom Boden der Flossenhöhle her einwachsende Mesodermverdichtung die Flossenstrahlen zur Entwicklung, welche somit frei in die Flossenhöhle hineinragen (Ray Lankester).

Die unpaare Flosse erstreckt sich längs der ganzen Rückenseite (Fig. 878). Durch ihre Entwicklung wird der Neuroporus (*np*) aus seiner

ursprünglichen medianen Lage nach der linken Körperseite verdrängt. Das Vorderende der unpaaren Flosse umgreift das rostrale Ende der Chorda, so dass die unpaare Flosse sich im Bereiche des Rostrums auch auf die Ventralseite fortsetzt. Dieser vorderste ventrale Abschnitt der Flosse setzt sich nach Ray Lankester (No. 12) continuirlich in die rechtsseitige Mundfalte fort. Am hinteren Körperende umgreift die unpaare Flosse mit einem erweiterten Antheil das Hinterende und zieht sodann an der Ventralseite des Körpers nach vorne bis zum Atrioporus. Die Afteröffnung rückt hierbei an die linke Seite der Flosse (Fig. 878).

Während die Flossenstrahlen im Bereiche des dorsalen Theils unpaar sind, sind sie an der ventralen Flosse zwischen Atrioporus und After paarig (aber in unpaaren Flossenhöhlen nach Ray Lankester) entwickelt. Dies ist ein Hinweis auf die muthmassliche Herleitung dieses Theils der unpaaren Flosse durch Verschmelzung paariger Falten, welche die hintere Fortsetzung der Peribranchialfalten darstellen (Ray Lankester, Hatschek).

Fig. 884.

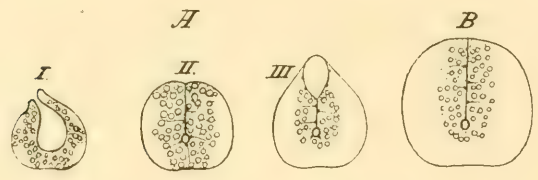


Fig. 885.

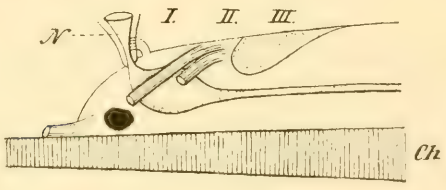


Fig. 884. *A* Querschnitte durch das Gehirn eines jungen Amphioxus (nach Hatschek). *I* durch den (primären) ersten Ventrikel, *II* durch den (primären) zweiten Ventrikel (Aquaeductus Sylvii), *III* durch den (primären) dritten Ventrikel (Fossa rhomboidalis).

B Querschnitt durch das verlängerte Mark.

Fig. 885. Gehirn mit den vordersten Nervenwurzeln eines jungen Amphioxus (nach Hatschek). *Ch* Chorda dorsalis, *N* Flimmergrube, an deren hintere Wand der Nervus olfactorius herantritt. *I*, *II*, *III* die drei primären Ventrikel (schematisch).

Die Flossenhöhlen sind in hinter einander liegende Compartimente getheilt (Fig. 879, 883 *fh*), von denen nach Ray Lankester im Bereiche der Dorsalflosse ungefähr 5 auf ein Muskelsegment entfallen, wenngleich eine bestimmte Beziehung dieser Compartimente zur Segmentirung des Körpers nicht zu erkennen ist.

Während die Afteröffnung ursprünglich am hintersten Körperende gelegen war, rückt sie später weiter nach vorne (Fig. 878), wodurch es zur Ausbildung des für die Wirbelthiere charakteristischen, postanalen Körperabschnittes kommt.

Wir haben oben (pag. 1437) gesehen, dass das vordere Ende des **Medullarrohres**, welches im Bereiche des ersten echten Ursegmentes und der sog. Kopffortsätze des Mesoderms (vorderstes rudimentäres Ursegment nach Hatschek) gelegen ist, eine Erweiterung aufweist (Fig. 875, 876). Diese Parthie differenzirt sich in dem jungen Amphioxus nach neueren Mittheilungen Hatschek's (No. 8) in drei hinter einander folgende Abschnitte, welche den drei primären Hirnblasen der Cranioten entsprechen. Der vorderste Abschnitt, das primäre Vorderhirn, zeigt auf dem Querschnitte die schon seit Langem als Ventrikel (primärer erster Ventrikel) bekannte Erweiterung des Medullarrohres (Fig. 884 *A*, I. 885 I). Das

vorderste Ende dieses Ventrikels setzt sich gegen den Neuroporus (resp. gegen die Flimmergrube) in das bei Amphioxus nach aufwärts gekrümmte Infundibulum fort. Die zweite Gehirnparthie (das Mittelhirn) enthält im Innern den primären zweiten Ventrikel, welcher durch eine verengerte Parthie des Medullarkanals (Aquaeductus Sylvii) vertreten ist (II). Der dritte Abschnitt (Hinterhirn) weist eine enge ventrale Höhle (Centralcanal) und eine dorsale Erweiterung des Spaltes, die Fossa rhomboidalis, auf (III).

Das Medullarrohr mündete ursprünglich in der dorsalen Mittellinie durch den von dichter gestellten Geisseln umgebenen Neuroporus nach aussen. Derselbe wird durch die Entwicklung der dorsalen Flosse aus der Mittellinie nach links verdrängt. Später bildet sich an dieser Stelle eine Epitheleinsenkung, die v. **Kölliker'sche Riechgrube** oder **Flimmergrube** (Fig. 885 *n*), in deren tiefste Stelle nun der Neuroporus einmündet. Die Flimmergrube ist das Homologon des Geruchsorgans und der Hypophysis der Cranioten. An die hintere Wand der Flimmergrube tritt vom Gehirn der von Langerhans entdeckte kurze unpaare Riechnerv heran. Die Fortsetzung des ersten Ventrikels gegen den Neuroporus entspricht, wie oben erwähnt, dem Infundibulum der Cranioten. Bei Ammocoetes stehen die Hypophysis und das Geruchsorgan noch unter einander in Verbindung, und die äussere Oeffnung der Hypophysis weist noch die ursprüngliche dorsale Lagerung auf. Das innere Ende der Hypophysis dagegen und das Infundibulum sind an die ventrale Fläche des Gehirns gelangt.

Bezüglich der Identificirung des vordersten Endes des Medullarrohres von Amphioxus mit dem Infundibulum der Cranioten sind wir den Ansichten Hatschek's gefolgt. Es sei jedoch erwähnt, dass Kupffer neuerdings auf Grund seiner Untersuchungen an Acipenser (No. 38) das Vorderende der Hirnaxe in seinem im Bereiche der Lamina terminalis dicht über der Commissura anterior gelegenen Lobus olfactorius impar erblickt, während das Infundibulum als ein secundärer Auswuchs der Ventralseite des Gehirns zu betrachten sei.

Es sei darauf hingewiesen, dass Kohl (No. 9) zuweilen auf der rechten Seite des Kopfes von Amphioxus eine ähnliche Grube beobachtete, wie die Riechgrube der linken Seite. Kohl ist geneigt, in diesem Befund die rudimentär gewordene Hälfte des ursprünglich paarig angelegten Geruchsorganes zu erblicken. Die Beziehungen des Neuroporus zur Riechgrube werden von Kohl in Abrede gestellt. Der Rest des Neuroporus soll sich in einer etwas hinter der Riechgrube gelegenen Ectodermeinsenkung erkennen lassen.

Unsere Kenntniss jener wichtigen Umwandlungen, welche im Bereiche der **Ursegmente** und der **Leibeshöhle** vor sich gehen, beruht auf den Mittheilungen Hatschek's (No. 7). Jedes Ursegment theilt sich, wie bereits oben (pag. 1438) angedeutet wurde, in einen dorsalen (Urwirbel) und einen ventralen Abschnitt (Seitenplatten) (Fig. 887 I und II). Nur im Bereiche der dorsalen Abschnitte bleibt die Segmentirung durch hinter einander folgende Quersepten (Myosepten) erhalten. Im Bereiche der Seitenplatten schwinden die Septen und die von ihnen umschlossenen Räume der Leibeshöhle fliessen zu einem gemeinsamen, den Darm umgebenden Hohlraum (Splanchnocöl) zusammen. Durch Schwund des ventralen Mesenteriums tritt die rechte und linke Hälfte des Splanchnocöls in Communication.

Die Urwirbel schliessen die segmental angeordneten, aber rechts und links asymmetrisch gelegenen (vgl. oben pag. 1437) Urwirbelhöhlen oder das Myocöl (Fig. 887 I) ein. Die Wand des Urwirbels zerfällt

in ein parietales Blatt (1) und ein mediales Blatt (2). Das parietale, dem Ectoderm anliegende Blatt besteht aus platten Zellen und liefert die Cutis des ausgebildeten Thieres. Es wird als Cutisblatt bezeichnet. Das mediale Blatt besteht zu den Seiten der Chorda und des Neuralrohres aus hohen Epithelzellen, welche, wie wir oben (pag. 1439) geschildert haben, Muskelfibrillen zur Abscheidung bringen. Dieser Theil wird als Muskelblatt (Anlage des Seitenrumpfmuskels) bezeichnet (2). Anfangs enthält jede Muskelzelle nur eine Fibrille, später vermehrt sich jedoch die Zahl der Fibrillen in jeder Muskelzelle. Dieselben sind in regelmässiger Reihe über einander geschichtet, so dass sie eine hohe, bandförmige Muskelplatte zusammensetzen. Auf jede Muskelzelle kommen mehrere solcher Platten. Die Kerne der Muskelzellen liegen an der gegen das Myocöl gerichteten Aussenseite des Muskelblattes. Nach der Ventralseite setzt sich das Muskelblatt in ein plattes Epithel fort, welches der entodermalen Darmwand anliegt und als Sclerablatt oder Sclerotom (3) bezeichnet wird. An seiner Uebergangsstelle gegen die Cutisschicht findet sich eine grössere Grenzzelle (4), welcher nach Boveri (No. 3) wahrscheinlich die Bedeutung einer Urgenitalzelle zukommt.

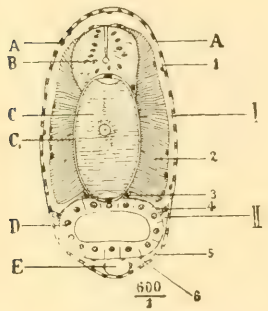


Fig. 886.

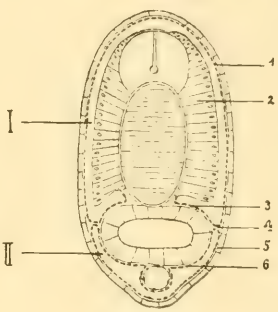


Fig. 887.

Fig. 886. Querschnitt aus der Körpermitte einer Amphioxuslarve mit fünf Kiemenspalten (nach Hatschek).

Fig. 887. Schema desselben Schnittes.

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, C_1 Innere Chordascheide, *D* Darmepithel, *E* Subintestinalvene, *1* Cutisblatt, *2* Muskelblatt (Seitenrumpfmuskel), *3* Sclerablatt, *4* Grenzzelle des Urwirbels, *5* Somatopleura, *6* Splanchnopleura, *I* Myocöl, *II* Splanchnocöl.

Auch an den Seitenplatten kann man ein parietales (5) und ein mediales (viscerales) Blatt (6) unterscheiden. Das parietale Blatt (Somatopleura) liegt anfangs an der Innenseite des Ectoderms; das viscerale Blatt (Splanchnopleura) bildet das dorsale Mesenterium, im Bereich dessen sich später die Aorta entwickelt, umschliesst den Darm und die an seiner Ventralfläche hinziehende Subintestinalvene. Von ihm wird die glatte Muskelschicht des Darmkanals geliefert.

In späteren Stadien (Fig. 888, 889) wird die Muskelplatte durch die Ausbildung einer von unten her vorwachsenden Falte (Sclerotomfalte) von der Chorda dorsalis und dem Nervenrohr vollständig abgedrängt. Die Muskelplatte ist dann nur mehr an ihrem dorsalen Rande mittelst eines mesenteriumähnlichen Bändchens an der Wand des Urwirbels befestigt. Im Uebrigen hängt sie vollkommen frei in der Urwirbelhöhle. Sie findet ihre Hauptansatzpunkte an den Dissepimenten. Die mediale Wand der Sclerotomfalte legt sich an die Chorda und das Medullarrohr an und bildet hier das skeletogene Blatt, welches die äussere Chordascheide (4) und deren neurale Fortsetzung liefert. Das laterale Blatt der Sclerotomfalte legt sich an die Innenseite des Muskelblattes an und bildet daselbst das Fascienblatt (3). Der Seitenrumpf-

muskel von Amphioxus ist nicht ringsum von Fascie umhüllt, sondern nur an seiner inneren Seite von dem Fascienblatte bedeckt.

Diese sämmtlichen Schichten, welche durch Differenzirung aus der Wand des Urwirbels hervorgegangen sind, schieben sich ventralwärts vor, indem sie sich zwischen Ectoderm und Somatopleura einschieben. Das Cutisblatt gelangt dadurch bis in die ventrale Mittellinie, wo es die Auskleidung der ventralen Flossenhöhlen liefert ($I_{„}$), in gleicher Weise wie auch die dorsalen Flossenhöhlen ($I_{,}$) von dem Cutisblatte ausgekleidet erscheinen. Vom Boden dieser Flossenhöhlen wachsen später die Flossenstrahlen hervor. Auch die skeletogene Schicht und der Muskel schieben sich ventralwärts vor.

Es ergiebt sich hieraus für Amphioxus folgendes Schema des Schichtenbaues, welches im Wesentlichen auch für die Cranioten zutrifft. Unter der Epidermis lagert das Cutisblatt (1), welches bei Amphioxus zeitlebens

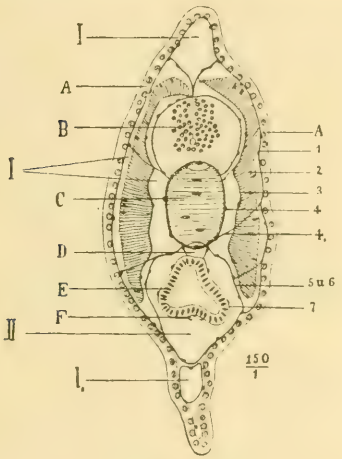


Fig. 888.

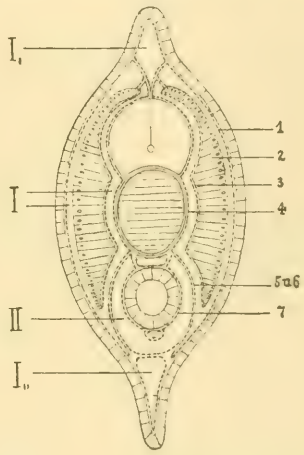


Fig. 889.

Fig. 888. Querschnitt durch einen jungen Amphioxus, unmittelbar nach der Verwandlung, aus der Körperregion zwischen Athemporus und After (nach Hatschek).

Fig. 889. Schema desselben Schnittes.

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, *D* Aorta, *E* Darmepithel, *F* Subintestinalvene, *1* Cutisblatt, *2* Muskelblatt, *3* Fascienblatt, *4* äussere Chordascheide, *4,* Muskelseptum, *5* gastrale Fortsetzung der skeletogenen Schicht, *6* Somatopleura, *7* Splanchnopleura, *I* Myocöl, $I_{,}$ dorsale, $I_{„}$ ventrale Flossenhöhle, *II* Splanchnocöl.

seinen epithelialen Charakter bewahrt. Darauf folgt das Myocöl, welches bei Amphioxus zeitlebens persistirt. Sodann folgt das Muskelblatt (2), dem sich innen das Fascienblatt (3) anlagert, dann die Höhle der Sclerotomfalte und schliesslich die skeletogene Schicht (4); letztere umschliesst in der dorsalen Körperhälfte die Chorda (als äussere Chordascheide) und das Medullarrohr; in der unteren Körperhälfte legt sie sich an die Somatopleura an. Beide Schichten (skeletogene Schicht und Somatopleura) bilden hier eine zarte Scheidewand (5 und 6), welche die Urwirbelhöhle von dem Splanchnocöl trennt. Nach Innen vom Splanchnocöl folgt sodann die Splanchnopleura (7) und das entodermale Darmepithel.

Im Bereiche der Kiemenregion (Fig. 898) werden die Verhältnisse der Leibeshöhle durch die Entwicklung des Peribranchialraums (*p*) complicirt. Dieser schiebt sich zwischen Splanchnocöl und den ventralen Ab-

schnitt des Myocöls ein. Letzterer ist dann in der Peribranchialfalte gelegen und zerfällt in einzelne Abschnitte, welche von Hatschek (No. 8) als obere und untere Faltenhöhlen bezeichnet werden. Die Oberfaltenhöhle (*of*) ist in den Seitenfalten (Metapleuren) gelegen und wird auch als Seitenfaltenhöhle bezeichnet. An ihrer innern Wand, welche der Aussenwand des Peribranchialsackes anliegt, kommt der Musculus transversus (*mt*) zur Entwicklung. Die Unterfaltenhöhlen (*uf*) werden von Hatschek den ventralen Flossenhöhlen der hinter dem Atrioporus folgenden Körperregion gleichgesetzt.

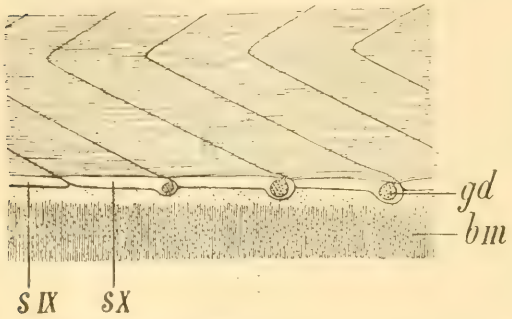


Fig. 890. Seitenansicht der unteren Urwirbelränder eines jungen, 9 mm langen Amphioxus (nach Boveri).

bm Bauchmuskel, *gd* Genitalanlage, *S IX*, *S X* neunter und zehnter Urwirbel.

Das Splanchnocöl wird durch die Entwicklung der Kiemenspalten in eine paarige obere Höhle (*sc* epibranchiales Cölom, subchordales Cölom, Spengel) und einen unpaaren unteren Raum (*ec* Endostylcölom) getheilt. Beide stehen durch Kanäle innerhalb der primären Kiemenbalken mit einander in Verbindung (vgl. oben pag. 1446 und die rechte Hälfte der Fig. 898, welche einen primären Kiemenbalken mit einem Cölomkanal darstellt).

Fig. 891. Seitenansicht der Genitalanlage eines jungen Amphioxus von 5 mm Länge (nach Boveri).

Fig. 892.

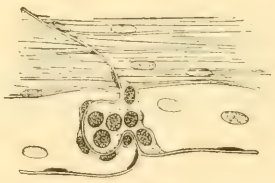


Fig. 893.

Fig. 892 und **893.** Spätere Entwicklungsstadien der Genitalanlage von Amphioxus (nach Boveri).

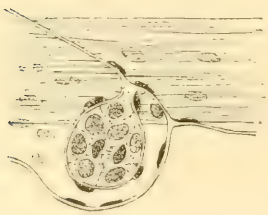


Fig. 894. Genitalanlage eines 8 mm langen Amphioxus (nach Boveri).

Die Entwicklung der **Geschlechtsorgane** ist neuerdings durch Boveri (No. 3) bekannt geworden. Die Genitalsäckchen, welche vom 10. bis zum 35. Ursegmente zur Entwicklung kommen, sind abgeschnürte Theile der Urwirbel, welche sich den Nephrotomen oder Gono-Nephrotomen (Rueckert) der Selachier-Embryonen vergleichen lassen. Boveri erblickt daher in den Genitalkammern des Amphioxus das Homologon der Urnierenkanälchen der Cranioten. Die Entwicklung der Genitalkammern lässt sich an ganz jungen Amphioxen von 4

bis 12 mm Länge beobachten. An Querschnitten erkennt man am ventralen Urwirbelrand an der Stelle, wo das Cutisblatt in das skeletogene Blatt übergeht, kleine Zellen mit intensiv färbbaren Kernen erfüllt. Es sind dies Anhäufungen von Ur-Geschlechtszellen, welche die Anlage der Geschlechtsdrüse repräsentiren und vielleicht auf die oben erwähnte grosse Grenzzelle Hatschek's (vgl. pag. 1454 Fig. 886, 4) zurückzuführen sind. Derartige Zellanhäufungen wiederholen sich in den Querschnittserien in bestimmten Abständen, und zwar entsprechend der asymmetrischen Lagerung der Urwirbel alternirend bald rechts- bald linksseitig. Flächenansichten späterer Stadien (Fig. 890) lassen die Anlage der Genitaldrüse als ein rundliches Knötchen (*gd*) erkennen, welches im hinteren unteren Winkel des Urwirbels in einer kleinen Ausbuchtung desselben (der Anlage der Genitalkammer) gelegen ist.

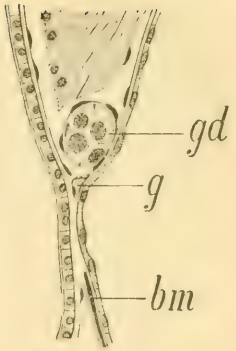


Fig. 895. Querschnitt durch ein Entwicklungsstadium entsprechend der Fig. 894 (nach Boveri).
bm Bauchmuskel, *g* Blutgefäss, *gd* Geschlechtsdrüse.

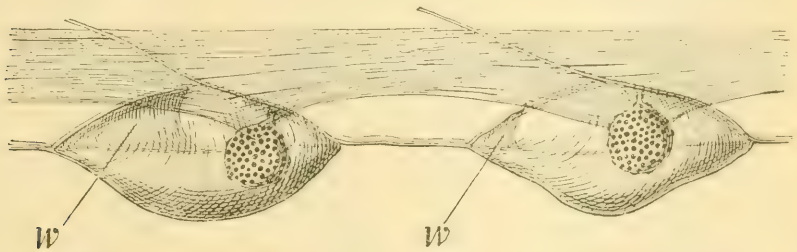


Fig. 896. Zwei hinter einander folgende Genitalsäckchen eines Amphioxus von 13 mm Länge (nach Boveri).

Eine Untersuchung der Genitalanlage in den jüngsten Stadien lässt erkennen, dass dieselbe als eine modificirte Stelle des Epithels an der vorderen Wand jedes Urwirbels auftritt (Fig. 891). Diese Epithelwucherung stülpt sich sodann bruchsackartig in die Höhle des vorhergehenden Urwirbels vor (Fig. 892, 893) und bildet auf diese Weise ein anfangs solides, später mit einem Lumen versehenes Knötchen (Fig. 894), welches an seiner Oberfläche mit einem Epithel, das der vorderen Wand des entsprechenden Dissepiments entstammt, überzogen ist und welches durch eine stielförmige Verlängerung des genannten Epithels mit dieser Wand zusammenhängt. Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die Genitaldrüse nicht in jenem Segmente ihren Ursprung nimmt, in welchem sie später gelegen ist. Sie entstammt vielmehr der vorderen Wand des nächstfolgenden Segmentes.

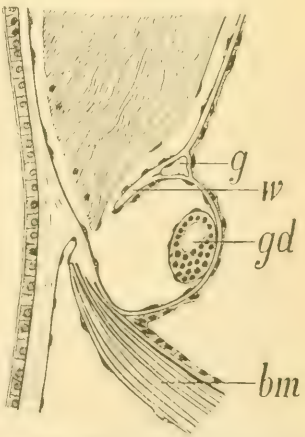


Fig. 897. Querschnitt durch die Genitalanlage des in Fig. 896 dargestellten Stadiums von Amphioxus (nach Boveri).
bm Bauchmuskel, *g* Blutgefäss, *gd* Genitaldrüse, *w* Scheidewand.

Der Querschnitt Fig. 895 zeigt die Verhältnisse einer Genitalanlage, welche ungefähr dem Stadium der Fig. 894 entspricht. Man erkennt, dass die Genitalanlage mit der medialen Wand des Urwirbels verlöthet ist, eine Verbindung, welche sich dauernd erhält. Die Genitalanlage liegt in diesem Stadium einfach noch in der Urwirbelhöhle. Die Figg. 896 und 897 zeigen, auf welche Weise sich der der Genitalanlage entsprechende Theil des Urwirbels zur Bildung einer gesonderten Genitalkammer abtrennt. Es geschieht dies durch die Ausbildung einer Falte, (*W*), welche von der vordersten Spitze des Genitalsäckchens nach hinten vorwächst, bis schliesslich bei Individuen von 16 mm Länge die Communication zwischen Genitalkammer und Urwirbel vollkommen unterbrochen erscheint. Die Genitalkammern entsprachen zunächst nur dem hinteren Winkel des betreffenden Ursegmentes. Erst secundär dehnen sie sich soweit nach vorne aus, dass jede Kammer an das hintere Ende der nächst vorderen sich anschliesst.

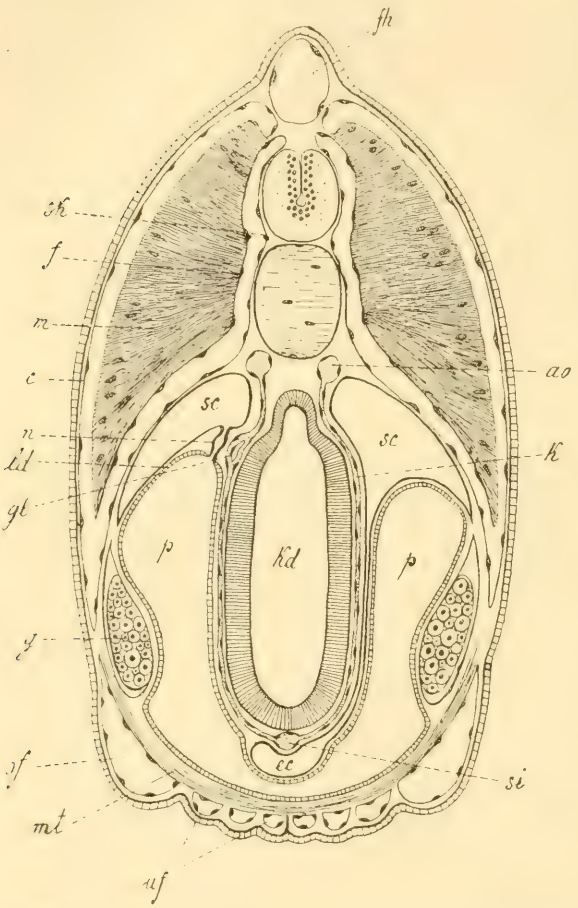


Fig. 898. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion von Amphioxus, links die Verhältnisse eines secundären, rechts die eines primären Kiemenbogens zeigend (nach Boveri und Hatschek).

ao Aorta, *c* Cutisblatt, *ec* Endostylcölom, *f* Fascienblatt, *fh* dorsale Flossenhöhle, *g* Genitalsäckchen, *gl* Glomerulus, *k* Kiemengefäss, *kd* Kiemendarm, *ld* Ligamentum denticulatum, *m* Muskelplatte, *mt* Musculus transversus, *n* Nierenkanälchen, *of* Oberfaltenhöhle (Seitenfaltenhöhle), *p* Peribranchialraum, *sc* subchordales Cölom, *si* Truncus arteriosus (Kiemenarterie), *sk* Sclerablatt, *uf* Unterfaltenhöhlen.

Zum Schlusse müssen wir, um das hier gegebene Bild der Organisation von Amphioxus zu vervollständigen, die von Boveri (No. 1 und 2) am ausgebildeten Thiere gefundenen **Nierenkanälchen** in kurzem erwähnen. Dieselben finden sich im Bereiche des Kiemendarmes und stellen kurze Röhrchen dar, welche das subchordale Cölom (Fig. 898 *sc*) mit dem Peribranchialraum (*p*) in

Verbindung setzen. Die Röhrchen liegen an der medialen Seite des subchordalen Cölomsackes. Ihre Mündung in den Peribranchialraum findet sich in jenem obersten Winkel, wo die Wand des Peribranchialsackes, welche die Aussenseite der Kiemenbogen bekleidet, sich nach auswärts wendet, um mit der Wand des subchordalen Cölomsackes die als Ligamentum denticulatum (*ld*) bezeichnete dünne Scheidewand zu bilden. Das Ligamentum denticulatum reicht an den primären Kiemenbalken weiter nach abwärts, als an den secundären (Fig. 899 I und II). Die Nephridialkanäle sind branchiomer angeordnet. Ihre Ausmündungsstelle entspricht den secundären Kiemenbalken (Fig. 899). Man kann an jedem Kanälchen (*nk*) einen nach vorne verlaufenden absteigenden Ast und einen kürzeren hinteren Ast unterscheiden. Beide Aeste sind an ihren Enden gegen die subchordale Cölomhöhle geöffnet (*nc*, Trichter); ausserdem finden sich in den Verlauf des Kanälchens 3 bis 4 Trichteröffnungen eingeschaltet. In der Umgebung dieser Trichteröffnungen (*nc*) zeigen sich die Zellen der Wand des subchordalen Cöloms eigenthümlich modificirt. Es sind rundliche, stark lichtbrechende Zellen, welche mittelst frei durch die Leibeshöhle ausgespannter Fäden sich mit den Trichteröffnungen verbinden (Fadenzellen). In der Umgebung der Nephridialkanälchen bilden die oberen Enden der Kiemengefässe durch Anastomosenbildung je ein Gefässgeflecht, welches als Glomerus (Fig. 898 *gl*) bezeichnet werden kann.

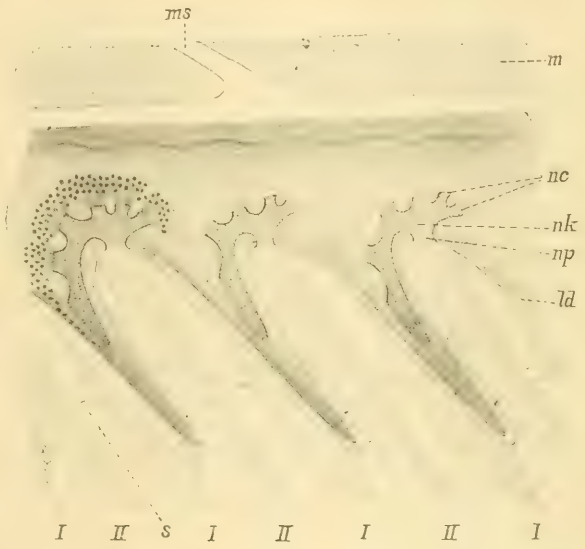


Fig. 899. Ein Stück von dem dorsalen Theil des linken Kiemendarms von Amphioxus mit drei Nierenkanälchen, von der lateralen Seite gesehen. Schematisch nach Boveri. *ld* Ligamentum denticulatum, *m* Myotom, *ms* Myoseptum, *nc* Mündungen des Nierenkanälchens in die Leibeshöhle, *nk* Nierenkanälchen, *np* Mündung des Nierenkanälchens in den Peribranchialraum, *s* Synaptikel, *I* primärer Kiemenbogen, *II* secundärer Kiemenbogen (Zungenbalken).

Boveri betrachtet die erwähnten Kanälchen als Homologa der Vornierenkanälchen der Cranioten und den Peribranchialraum von Amphioxus als das Homologon des Vornierenganges der Wirbelthiere. Es muss diessbezüglich auf die Ausführungen dieses Autors verwiesen werden. Ueber die Entwicklung dieser Nierenkanälchen ist bisher noch nichts bekannt geworden. Ebenso sind wir darüber im Ungewissen, in welchen Beziehungen dieselben zu dem oben erwähnten von Hatschek als Nephridium bezeichneten larvalen Organ stehen, doch sei erwähnt, dass die von Hatschek (No. 14) gegebene Abbildung dieses Organs eine gewisse Aehnlichkeit mit den von Boveri ent-

deckten Kanälchen erkennen lässt. Neuerdings sind gegen die theoretischen Ausführungen Boveri's von Semon und Van Wijhe (No. 22) Einwendungen erhoben worden.

Allgemeines.

Bezüglich der Frage nach der Stellung von Amphioxus im System schliessen wir uns der wohl jetzt von der Mehrzahl der Zoologen getheilten Auffassung an, wonach derselbe als überlebender Repräsentant einer sehr ursprünglichen Gruppe zu betrachten ist, welche dem Stamm der Vertebraten zum Ausgangspunkte gedient hat. Amphioxus zeigt bezüglich der meisten Organsysteme so ausserordentlich einfache, aber mit dem Grundplane des Vertebratentypus in Uebereinstimmung stehende Verhältnisse, dass wir ihn wohl mit Recht als das „Urwirbelthier" oder doch wenigstens als eine den hypothetischen Vertebratenahnen ausserordentlich nahe stehende Form betrachten dürfen. Es sei hier nur auf die primären Verhältnisse des Blutgefässsystems, vor Allem aber auf die Ausbildung des Leibeshöhlensystems hingewiesen, deren durch Hatschek erkannte Entwicklungsweise den Schlüssel für das Verständniss des Schichtenbaues der Wirbelthiere abgegeben hat. Es muss hier auch hervorgehoben werden, dass die Entwicklung von Amphioxus entschieden sehr ursprüngliche Charaktere erkennen lässt, eine Auffassung, gegen welche allerdings von Dohrn Einsprache erhoben worden ist. Doch lässt das Vorhandensein frei umher schwärmender, bewimperter Larven sich wohl kaum anders als in diesem Sinne deuten.

Bei der grossen Uebereinstimmung, welche zwischen Amphioxus und den Wirbelthieren vorherrscht, ist es von Wichtigkeit, die Unterschiede zwischen diesen Formen zu betonen. Amphioxus ist vor Allem ausgezeichnet durch die rostrale Verlängerung der Chorda dorsalis, durch die secundäre Vermehrung der Kiemenspalten und durch die Verdopplung jeder primären Kiemenspalte durch Theilung (Auswachsen des Zungenbalkens). Die letzteren Verhältnisse erinnern an die Vermehrung der Kiemenspalten bei den Ascidien. Bezüglich der Verhältnisse des Urogenitalsystems verweisen wir auf die Ausführungen Boveri's (No. 2), denen zufolge in den Nierenkanälchen des Amphioxus die Homologa der Vornierenkanälchen der Vertebraten, in dem Peribranchialraum vom Amphioxus das Homologon der Vornierengänge der Cranioten zu erkennen seien, während die Genitalsäckchen von Amphioxus den Gono-Nephrotomen der Cranioten und somit auch den Urnierenkanälchen derselben homolog wären. Selbst wenn wir uns auf den Boden der von Boveri aufgestellten Homologien stellen, so müssen wir doch immerhin gewisse Unterschiede in der Ausbildung des Urogenitalsystems von Amphioxus und den Vertebraten anerkennen, die dann allerdings nicht fundamentaler Natur wären. Durch die mächtige Ausbildung des Peribranchialraumes, welcher nach Boveri bei den Cranioten durch die Vornierengänge repräsentirt sein soll, schliesst sich Amphioxus den Tunicaten an. Zu den weiteren Eigenthümlichkeiten von Amphioxus wäre zu rechnen die Ausbildung der sog. vorderen Entodermsäckchen und der kolbenförmigen Drüse — Organe, über deren morphologische Bedeutung wir derzeit noch nichts Sicheres auszusagen im Stande sind.

Die oben angeführten Eigenthümlichkeiten scheinen dafür zu sprechen, dass Amphioxus gegenüber den Cranioten oder Vertebraten im engeren Sinne eine gewisse Selbstständigkeit der Stellung zukommt. Wir würden für dieselben schwer eine Erklärung finden können, wenn wir uns der

Annahme von Dohrn (vgl. oben pag. 1422) anschliessen wollten, der zufolge Amphioxus durch Degeneration aus der Gruppe der Cranioten hervorgegangen sein soll. Wir wollen nicht in Abrede stellen, dass Amphioxus in Folge seiner halbsedentären Lebensweise (Vergraben im Sande) gewisse Vereinfachungen und Rückbildungen erfahren haben mag. Vor Allem möchte man geneigt sein, solche für das wenig entwickelte Gehirn und die Sinnesorgane, vielleicht auch für das Locomotionssystem gelten zu lassen. Es ist natürlich schwer zu entscheiden, in wie weit der einfache Bau von Amphioxus auf primären oder durch Degeneration secundär erworbenen Eigenthümlichkeiten beruht. Immerhin scheint uns die Mehrzahl der aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Amphioxus bekannt gewordenen Thatsachen darauf hinzudeuten, dass wir es hier thatsächlich mit einer sehr ursprünglichen Form zu thun haben.

Zu den Eigenthümlichkeiten, welche wir an Amphioxus als secundär erworbene betrachten, gehört auch die merkwürdige Asymmetrie des Körperbaues, welche vor Allem an den Larvenformen zu erkennen ist, aber auch zum Theil an der ausgebildeten Form erhalten ist (Lage der Riechgrube, des Afters, des Leberblindsackes, Verhältnisse der Innervation des Velums und des definitiven Mundes nach Van Wijhe). Die Beobachtung Willey's, dass die Amphioxuslarven auf dem Grunde des Meeres auf der rechten Körperseite liegend ruhen, scheint darauf hinzudeuten, dass diese Asymmetrie in ähnlicher Weise erworben wurde, wie die der Pleuronectiden.

Wir betrachten demnach Amphioxus als eine sehr ursprüngliche Chordatenform, welche zu der hypothetischen Stammform der Cranioten in sehr nahen, zu den Tunicaten dagegen in etwas entfernteren Beziehungen steht. Jede Speculation über den Ursprung der Wirbelthiere und der Chordaten überhaupt wird mit Amphioxus als dem primitivsten Vertreter und dem Ausgangspunkt der ganzen Reihe zu rechnen haben. Unter allen Hypothesen[1]), welche über den Ursprung des Chordatenstammes bisher aufgestellt wurden, scheint derzeit die Ableitung desselben von den Anneliden die meisten Anhänger zu zählen. Als Begründer und hervorragendste Vertreter dieser Hypothese sind Semper (No. 46) und Dohrn (No. 30 und 31) zu nennen, während in neuerer Zeit eine ganze Reihe namhafter Forscher sich an dem weiteren Ausbau derselben betheiligt haben. Die Ansicht, dass die Vertebraten von Anneliden abstammen, stützt sich vor Allem auf die übereinstimmenden Verhältnisse der Segmentirung und die gleiche Art des Entstehens neuer Körpersegmente am hinteren Leibesende, ferner auf die übereinstimmenden Lagerungsbeziehungen der wichtigeren Organe, wenn wir die

[1]) Es lag nicht in unserer Absicht, die viel discutirte Frage nach dem Ursprunge der Chordaten anders, als in ganz aphoristischer Weise zu behandeln. Ein genaueres Eingehen auf dies schwierige Gebiet hätte ein Herbeiziehen der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere erfordert, was dem Plane des vorliegenden Werkes nicht entsprach. Wir haben bereits im vorhergehenden Capitel (pag. 1423) ausgeführt, dass die Tunicaten wenig zur Lösung der vorliegenden Frage beitragen. Sie sind als rückgebildete Glieder des Chordatenstammes zu betrachten, als deren ursprünglichste Form uns Amphioxus erscheint. Von den zahlreichen Theorien, welche bezüglich der Verwandtschaftsbeziehungen der Chordaten aufgestellt wurden, haben wir hier nur jene beiden herangezogen, welche am meisten durch wirklich vorliegende morphologische Thatsachen begründet erscheinen: die Ableitung der Chordaten von Anneliden und die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Chordaten und Balanoglossus. Die Hypothese der Nemertinenverwandtschaft haben wir oben (pag. 151) kurz erwähnt. Von einer Besprechung der in neuerer Zeit wieder angenommenen Beziehungen zwischen Vertebraten und Arthropoden glaubten wir hier absehen zu dürfen.

Annahme machen, dass der hypothetische Annelidenahn der Vertebraten eine derartige Drehung um seine Längsaxe erlitten hat, dass die frühere Bauchseite nun zur Rückenseite wurde, eine Vorstellung, welche schon dem Ausspruche von Geoffroy St. Hilaire zu Grunde liegt, „dass die Insecten auf dem Rücken laufende Wirbelthiere seien". Unter der Annahme einer derartigen Umdrehung entspricht die Bauchganglienkette der Anneliden dem Medullarrohre der Chordaten, das ventrale Längsgefäss der Anneliden wird zur Aorta, während das Rückengefäss der Subintestinalvene entspricht. Ihre Hauptstütze gewann die Anneliden-Hypothese in der Entdeckung Semper's, wonach zwischen den Urnierenkanälchen der Selachierembryonen und den Segmentalorganen der Anneliden eine merkwürdige Uebereinstimmung des Baues zu erkennen war. Gerade die Annahme dieser Homologie ist jedoch durch die neueren Untersuchungen von Van Wijhe (No. 48), Rueckert (No. 44) und Boveri (No. 2) erschüttert, da wir Ursache haben, an der serialen Homologie der Vorniere und Urniere zu zweifeln und die Urniere als eine secundäre Erwerbung aufzufassen, welche jedenfalls mit Segmentalorganen Nichts zu thun hat. Nach dieser Richtung könnte eher die Vorniere in Frage kommen.

Immerhin bietet die Ableitung der Wirbelthiere von den Anneliden gewisse, nicht unerhebliche Schwierigkeiten dar. Zu diesen gehört vor Allem die Lage des Mundes. Während bei den Anneliden der Schlund das Centralnervensystem in der Gegend des Schlundrings derart durchbohrt, dass das supraösophageale Ganglion an der einen, das Bauchmark an der anderen Seite des Schlundes zu liegen kommt, findet sich keine derartige Beziehung des Stomodaeums zum Centralnervensystem bei den Vertebraten. Man hat die verschiedenartigsten Hypothesen zu Hülfe genommen, um über diese Schwierigkeiten hinwegzukommen. Man hat in einer Verbindung des N. hypoglossus und trigeminus das Aequivalent des Schlundringes bei den Wirbelthieren entdecken wollen (Schneider). Man hat angenommen, dass bei den ursprünglichen Wirbelthierahnen der Schlund in der Medianebene zwischen den noch unverbundenen, paarigen Kopflappen des Gehirns nach vorne gerückt sei (Van Beneden und Julin No. 29), während andere Forscher (Kleinenberg, Beard No. 27, v. Kennel No. 35a) das supraösophageale Ganglion durch Atrophie verschwinden lassen und das Gehirn und Rückenmark der Vertebraten ausschliesslich dem Bauchmark der Anneliden gleichsetzen. In Zusammenhang mit diesen Ideen steht die Frage nach dem ursprünglichen Wirbelthiermunde. Unter der Annahme, dass das Vorderhirn der Vertebraten dem Supraösophagealganglion der Anneliden entspricht, wird man vermuthen müssen, dass der ursprüngliche, den Schlundring durchbohrende Mund der Wirbelthiere verschwunden sei. Der definitive Mund der Wirbelthiere würde als secundäre Bildung zu betrachten sein. Er wird von vielen Forschern als durch Verschmelzung von Kiemenspalten entstanden betrachtet. Thatsächlich spricht Vieles dafür, dass der Mandibularbogen als ein zum Munde beigezogener Kiemenbogen zu betrachten ist. Damit ist jedoch für die Herleitung des Wirbelthiermundes von Kiemenspalten noch Nichts entschieden. So weit Amphioxus in Betracht kommt, zeigt die Entwicklungsgeschichte desselben keine Hinweise darauf, dass sich der Mund desselben von Kiemenspalten herleitet. Der Mund entsteht hier nach einem etwas anderen Typus (vgl. oben pag. 1442) und an anderer Stelle als die Kiemenspalten. Daher hat sich auch Hatschek (No. 8) dahin ausgesprochen, dass die Schlundpforte bei Amphioxus nicht als Kiemenspalte zu betrachten sei.

Man ist vielfach bemüht gewesen, in weiterer Verfolgung der eben angeführten Ideen, Reste des primären Wirbelthiermundes aufzufinden, und hat dieselben in der Rautengrube, der Zirbeldrüse und der Hypophysis gesucht. Noch neuerdings wird die Hypophysis von Beard (No. 27), sowie von Kupffer (No. 38) als primärer Mund (Palaeostoma) der Wirbelthiere gedeutet.

Immerhin kann man sagen, dass eine vollständig befriedigende Lösung der mit allen diesen Fragen verbundenen Schwierigkeiten derzeit noch aussteht.

Ebenso wie in Bezug auf die Frage nach der Entstehung des Wirbelthiermundes hat man auch nach anderen Richtungen die Verbindung zwischen Wirbelthieren und Anneliden zu befestigen gesucht. Wir erinnern an den Fund von Organen der Seitenlinie bei Capitelliden durch Eisig, die Homologisirung der Spinalganglien der Vertebraten mit den Parapodialganglien der Anneliden durch Kleinenberg (No. 36), an die Herleitung der unpaaren Flosse der Selachier von verschmolzenen Annelidenparapodien durch P. Mayer (No. 39), an den Versuch der Ableitung der Vertebratenaugen von Annelidenaugen durch v. Kennel (No. 35a) etc. Die Annelidenhypothese hat zu ihrer Stütze und Ergänzung einer Anzahl von Unterhypothesen bedurft. Nichtsdestoweniger müssen wir anerkennen, dass die Kluft, welche die Anneliden von den Chordaten scheidet, noch heute eine sehr erhebliche ist. Schon Balfour hat darauf hingewiesen, dass die beiden typischesten Organbildungen der Chordaten, die Chorda dorsalis und die Kiemenspalten, sich bei den Anneliden nicht vorgebildet finden. Es hat allerdings nicht an Versuchen gefehlt, auch die Aequivalente dieser Bildungen bei Anneliden nachzuweisen. Die Entstehung des Mundes aus paarigen Anlagen bei der Knospung von Nais und Chätogaster (Semper) wurde mit der Bildung von Kiemenspalten verglichen, während die verschiedenartigsten Bildungen der Anneliden für Homologa der Chorda angesehen wurden. Am meisten Beachtung verdient hinsichtlich des letzteren Punktes die Ansicht von Ehlers (No. 32) und Eisig (No. 33), welche in dem sog. Nebendarm der Capitelliden und Euniciden (sowie in ähnlichen Bildungen der Gephyreen) das Homologon der Chorda erblicken. Dagegen verdient erwähnt zu werden, dass Kleinenberg's (No. 36) Untersuchungen bezüglich dieses Punktes zu keinem befriedigenden Resultat geführt haben. „In der Entwicklung der meisten Anneliden," sagt Kleinenberg, „erscheint keine Spur des Nebendarmes; ich fand ihn nur bei den Larven derjenigen Formen, die ihn auch im erwachsenen Zustande besitzen, nämlich bei Capitelliden und Euniciden. Bei einer Larve der letzteren hängt er als ziemlich kurze Schlinge unter dem Hauptdarm und mündet vorn und hinten in diesen. Die Capitelliden bilden frühzeitig ein Divertikel vom hintersten Theil des Archenterons, das nach vorn wächst. Ich glaube, dass dies die Anlage des Nebendarms ist, bin dessen jedoch nicht ganz sicher." Hinsichtlich der Entstehung der Kiemenspalten wird man annehmen dürfen, dass ursprünglich blind geschlossene Darmdivertikel secundär nach aussen durchgebrochen seien, um dem Athemwasser einen Abfluss zu ermöglichen. Die Annahme eines derartigen Durchbruches wird durch das thatsächliche Vorkommen solcher Communicationsporen gestützt. Es sei hier an die Oeffnung an den Tentakelenden der Actinien, sowie an den Leberschläuchen einiger Aeolidier erinnert.

Unserer Ansicht nach ist das Fundament der Anneliden-Hypothese noch durchaus nicht als ein gesichertes zu betrachten. Es fehlt — wie

uns scheint — der überzeugende Nachweis, dass die zahlreichen Uebereinstimmungen, welche thatsächlich zwischen den Anneliden und den Chordaten bestehen, auch wirklich auf Homologie beruhen. Der Kernpunkt der Frage liegt unseres Erachtens in der Entscheidung darüber, ob wir genöthigt sind, die gleiche Art der segmentalen Gliederung des Körpers in beiden Gruppen durch gemeinsame Abstammung hervorgehen zu lassen. Offenbar lässt sich — wie diess auch Bateson (No. 26) ausgeführt hat — kein entscheidender Grund gegen die Annahme anführen, dass die charakteristische Segmentirung des Körpers in beiden Gruppen (der Anneliden und Chordaten) gesondert aufgetreten sei, mit anderen Worten, dass die beiden Gruppen gemeinsame Stammform noch unsegmentirt gewesen sei. In diesem Sinne hat Balfour (No. 25) die Vermuthung geäussert, „dass wir uns nach den Vorfahren der Chordaten nicht unter den Verwandten der gegenwärtigen Chätopoden, sondern unter einer Gruppe von gegliederten Formen umzusehen hätten, welche aus demselben ungegliederten Typus hervorgegangen seien, wie die Chätopoden, bei welchen sich aber zwei seitliche Nervenstämme, gleich denen der Nemertinen, dorsal statt ventral zur Bildung eines medianen Nervenstranges vereinigt hätten, etc.“

Wenn wir nach dem Gesagten die Abstammung der Chordaten von Anneliden als nicht sicher erweisbar betrachten und die übrigen Gruppen der Wirbellosen zum Vergleiche heranziehen, so tritt uns in erster Linie Balanoglossus entgegen, welcher durch den Besitz von Kiemenspalten der Schlundregion und eines dorsalwärts verlaufenden Nervenstranges eine merkwürdige Uebereinstimmung mit dem Chordoniertypus aufweist. Thatsächlich wurde diese Form schon früher von Gegenbaur und Huxley und neuerdings besonders von Bateson, Haeckel, Schimkewitsch, Morgan, Roule u. A. in nähere Beziehungen zu den Chordaten gebracht. Wir sind weit davon entfernt, die verschiedenen Homologien, welche Bateson zwischen Balanoglossus und Amphioxus annimmt, als festgestellt zu betrachten, und verweisen diessbezüglich auf die eingehende Kritik von Seiten des berufensten Beurtheilers, Spengel's (No. 47 pag. 721 und ff.), welcher jegliche verwandtschaftliche Beziehung zwischen Chordaten und Balanoglossus in Abrede stellt. Bateson (No. 26) homologisirt den dorsalen Nervenstrang im Bereiche der Kragenregion von Balanoglossus (das sog. Kragenmark) mit dem Medullarrohr der Vertebraten. Das vordere Darmdivertikel (der sog. Eicheldarm) von Balanoglossus (vgl. pag. 249, Fig. 165 *di*) ist für ihn, sowie für Koehler, das Homologon der Chorda dorsalis. Die sog. Eichelcölomanlage wird mit dem vorderen unpaaren Abschnitt des Urdarmes von Amphioxus (Fig. 872 *B*) homologisirt. Unter dieser Annahme entspricht die Ausmündung, welche das linke vordere Entodermdivertikel von Amphioxus nach aussen gewinnt, dem Eichelporus von Balanoglossus. Eine von Bateson als „Operculum“ bezeichnete hintere Faltenbildung der Kragenregion soll den Epipleuren von Amphioxus entsprechen. Endlich wurde schon von Gegenbaur der ventrale nutritorische Abschnitt des Kiemendarmes von Balanoglossus (pag. 250, Fig. 166 *d*) mit dem Endostyl der Tunicaten verglichen. Spengel (No. 47) hat auf die Schwierigkeiten, die sich diesen Homologisirungen in den Weg stellen, hingewiesen und legt besonderes Gewicht auf die beträchtlichen Unterschiede, welche sich bezüglich der Lage der Kiemen (dorsal bei Balanoglossus, ventral bei Amphioxus), der Ausbildung des Blutgefässsystems und der Genitalorgane zwischen beiden Gruppen erkennen lassen. Immerhin scheint uns die blosse Thatsache

des Vorhandenseins von Kiemenspalten bei Balanoglossus, und die merkwürdige Uebereinstimmung ihrer Details mit denen von Amphioxus (U-förmige Gestalt durch Auswachsen von Zungenbalken, chitinöse Skeletbildungen in Form von Gabelzinken, Vorhandensein von Synaptikeln) von solcher Bedeutung zu sein, dass wir den Gedanken nicht abweisen können, dass in Balanoglossus thatsächlich die einzige noch lebende Form der Wirbellosen vorliegt, welche zu den Chordaten in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen steht. Wenn wir uns aber auf den Boden einer solchen Annahme stellen, so rücken die Chordaten nothwendiger Weise etwas weiter von den Anneliden ab, da Balanoglossus zu der letzteren Gruppe nur entferntere Beziehungen aufweist. Inwieweit sich die Schwierigkeiten, welche derzeit sich der Feststellung strengerer Homologien zwischen Balanoglossus und Amphioxus in den Weg stellen, beseitigen lassen, müssen wir späteren Untersuchungen anheimstellen.

Die Frage nach der Abstammung der Chordaten wird durch die Annahme von verwandtschaftlichen Beziehungen derselben zu den Enteropneusten nicht gelöst, da die letztere Gruppe selbst ungemein isolirt dasteht. Nur aus dem Bau der Balanoglossuslarve lässt sich ein entfernterer Zusammenhang mit den Echinodermen erschliessen. Wir müssen uns bei dem Gedanken resigniren, dass wir vorläufig nicht im Stande sind, anzugeben, von welchen Urformen die Chordaten und mit ihnen Balanoglossus herzuleiten sind. Der Ursprung der Wirbelthiere verliert sich in das Dunkel uns unbekannter Formen.

Literatur.

1. **Boveri, Th.** *Ueber die Niere des Amphioxus. Münchener Med. Wochenschr. No. 26. 1890.*
2. **Boveri, Th.** *Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Spengels Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. V. 1892.*
3. **Boveri, Th.** *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*
4. **Hatschek, B.** *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1881.*
5. **Hatschek, B.** *Mittheilungen über Amphioxus. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.*
6. **Hatschek, B.** *Zur Entwicklung des Amphioxus. Tagebl. 59. Vers. D. Naturf. Aerzte in Berlin. p. 271. 1886.*
7. **Hatschek, B.** *Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*
8. **Hatschek, B.** *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 6. Vers. in Wien. Ergänz. H. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*
9. **Kohl, C.** *Einige Bemerkungen über Sinnesorgane des Amphioxus lanceolatus. Zoolog. Anz. 13. Jahrg. 1890.*
10. **Kowalevsky, A.** *Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Impér. de St. Petersbourg. (7) Tom. 11. 1867.*
11. **Kowalevsky, A.** *Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. 13. Bd. 1877.*
12. **Lankester E. Ray.** *Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus Yarell. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 29. 1889.*
13. **Lankester E. Ray** and **Willey, A.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31. 1890.*
14. **Leuckart, R.** und **Nitsche, H.** *Zoologische Wandtafeln. Cassel. Die 72. Tafel enthält die Abbildung einiger bisher noch nicht publicirter Stadien von Amphioxus. Vgl. auch den begleitenden Text von Hatschek.*

15. **Leuckart, R.** und **Pagenstecher, A.** *Untersuchungen über niedere Seethiere. 1. Amphioxus lanceolatus. Arch. f. Anat. und Phys. 1858.*

16. **Lwoff, B.** *Ueber Bau und Entwicklung der Chorda von Amphioxus. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 9. Bd. 1889.*

17. **Lwoff, B.** *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

18. **Schultze, M.** *Beobachtung junger Exemplare von Amphioxus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

19. **Spengel, J. W.** *Beiträge zur Kenntniss der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrbüch. Abth. f. Anat. 4. Bd. 1890.*

20. **Weiss, F. E.** *Excretory tubules in Amphioxus lanceolates. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 31. 1890.*

21. **Van Wijhe, J. W.** *Die Kopfregion der Cranioten bei Amphioxus etc. Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889.*

22. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber Amphioxus. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

23. **Willey, A.** *The later larval development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 32. 1891.*

23a. **Wilson, E. B.** *On Multiple and Partial Development in Amphioxus. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*

Zur Phylogenie der Chordaten.

24. **Balfour, F. M.** *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

25. **Balfour, F. M.** *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe. 1881. 2. Bd. pag. 279 ff.*

26. **Bateson, W.** *The ancestry of the Chordata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26. 1886.*

27. **Beard, J.** *The old mouth and the new. A study in Vertebrate morphology. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*

28. **Beard, J.** *Some annelidan affinities in the ontogeny of the Vertebrate nervous system. Nature. Vol. 39. 1889.*

29. **Van Beneden, E.** und **Julin, Ch.** *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. 6. Bd. 1887.*

30. **Dohrn, A.** *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig. 1885.*

31. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. No. 1 und 2 in Mittheilungen Zool. Stat. Neapel. Bd. 3. 1882. No. 3. ibid. Bd. 4. 1883. No. 4. 5. 6. ibid. Bd. 5. 1884. No. 7. 8. 9. 10. ibid. Bd. 6. 1886. No. 11. 12 ibid. 7. Bd. 1886—87. No. 13. 14 ibid. Bd. 8. 1888. No. 15. ibid. Bd. 9. 1889—91. No. 16. 17. ibid. Bd. 10. 1891.*

32. **Ehlers, E.** *Nebendarm und Chorda dorsalis. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. 1885.*

33. **Eisig, H.** *Monographie der Capitelliden. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 16 Monogr. 1887.*

34. **Haeckel, E.** *Anthropogenie. 4. Aufl. Leipzig. 1891.*

35. **Hubrecht, A. A. W.** *The relation of the Nemertea to the Vertebrata. Qu. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27. 1887.*

35a. **v. Kennel, J.** *Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.*

36. **Kleinenberg, N.** *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus etc. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

37. **Köhler, R.** *Sur la parenté du Balanoglossus. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*

38. **Kupffer, C. von.** *Studien zur vergl. Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 1. Heft. München und Leipzig 1883.*

39. **Mayer, P.** *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Mayer, P.** *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1887.*

41. **Morgan, T. H.** *The growth and Metamorphosis of Tornaria. Journ. of Morphology. Vol. 5. 1891.*

42. **Roule, L.** *Les affinités zoologiques des Vertébrés. Revue Scientifique. Tom. 49. 1892.*

43. **Rückert, J.** *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässe bei Selachier-Embryonen. Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888.*

44. **Rückert, J.** *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1888.*

45. **Schimkewitsch, W.** *Ueber die morpholog. Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. Anat. Anz. 5. Bd. 1890.*

46. **Semper, C.** *Die Stammverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 2. Bd. 1875.*

47. **Spengel, J. W.** *Monographie der Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Derzeit im Druck.*

48. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. Mikroks. Anat. 33. Bd. 1888.*

49. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber die Entwicklung des Excretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*

SACH-REGISTER.

Abdominalia 411, 421
Acanthobothrien 129
Acanthocephalen 162, 163 ff.
Acanthodrilus 972
Acanthosoma 450
Acanthoteuthis 1144
Acarinen 620 ff.
Acentropus 853
Acera 996, 1035, 1046
Acetes 453
Achaeus 478
Achelia 663 ff.
Achtheres 431 ff.
Acidaspis 514
Acilius 792, 822 ff.
Acipenser 1283, 1453
Acölen 103, 112
Acrothele 1243
Actaeon 1036
Actinia 53, 54, 59, 1463
Actinotrocha (Phoronislarve) 1181 ff.
Actinotrocha (Ectoprocta) 1227
Actinula 19, 27, 28
Adamsia 53, 56
Aegiden 489
Aeginiden 32
Aeginidenlarve (Actinula) 27
Aeginopsis 32
Aeglina 514
Aeolis 1034 ff., 1037 ff.
Aeolis (Laich) 989
Aeolidier 1463
Aequorea 20
Aeschna 850
Aestheten von Chiton 919
Aetea 1187
Agalena 570 ff.
Agalma 36.
Agalmopsis 38
Aglaura 32
Agnostus 515
Agrioniden 850
Aiptasia 63
Albunea 475
Alcippe 410, 411, 421
Alcyonella 1212, 1217
Alciopiden 191
Alcyonaria 45 ff.
Alcyonidium 1187, 1192, 1217
Alcyonidium (Eiablage) 1188
Alcyonidium (Intertentacularorgan) 1188
Alcyonidium (Larve) 1193 ff.
Alcyonium 46, 51
Alienicolae (Aphiden) 878
Alima 482, 486
Alimerichthus 486
Alloiocölen 103
Alophota 35
Alpheinae 458
Alpheus 314, 335, 368, 461
Alycus 626
Analzellen (Gastropoden) 1020, 1035
Amaroecium (Placenta) 1267.
Amaroecium (Quertheilung) 1361 ff., 1376, 1415.
Amathia 1187
Ametabola 847
Ammocoetes 1453
Ammoniten 1094, 1140
Ammothea 673
Amnion (Pilidium) 145
Amorphina 8
Amphibienlarven 1283
Amphiblastula 2, 4
Amphibola 1047, 1053
Amphilina 129 ff.
Amphineuren 909 ff.
Amphion 461
Amphiones 462
Amphioxus 1430 ff.
Amphioxus (Ascidien) 1272, 1273, 1277, 1279, 1288, 1420 ff.
Amphipoden 309, 315, 319, 322, 342, 351, 374, 376, 379, 420, 493, 502
Amphiporus 149
Amphithoë 342
Amphiptyches 129
Amphitrochae 178
Amphiura 274, 281
Amphiura squamata 133
Ampyx 514
Amusium 965
Amymone 386
Anceiden 489
Anceus 489
Anchinia 1420
Anchinia (Knospung) 1385 ff.
Anchorella 321, 323
Androctonus 536
Anelasma 410, 411
Anguillula 159
Anisopoda 309, 350, 352, 488, 502

Anneliden 172 ff.
Anneliden (Beziehung zu Mollusken) 1169 ff.
Anneliden (Crustaceen) 389, 497
Anneliden (Vertebraten) 1461 ff.
Anodonta 925 ff.
Anomalon 856
Anomia 975
Anomura 309, 439, 471, 502
Antedon 267, 273, 294 ff.
Anthophora 855
Anthozoa 19, 45 ff.
Antipatharia 49
Apatania 877
Aphiden 761, 763, 767, 771, 778 ff., 807, 808, 846
Aphiden (Heterogonie) 877 ff.
Apis 766, 784, 792, 799, 812
Aplididae (Placenta) 1267
Aplididae (Quertheilung) 1361 ff., 1376
Aplysia 996 ff., 1019 ff., 1033 ff., 1046
Aplysia (Analzellen) 1020
Aplysia (Laich) 989
Aplysia (Mesoderm) 995
Apolemia 39
Apolemiadae 45
Appendicularia 1266, 1284, 1287, 1292, 1359, 1414, 1419, 1421
Appendicularien (Eifollikel) 1269
Apseudes 309, 352, 365, 488
Apteruren 475
Apterygogenea 761, 768
Apus 309, 310, 348, 364, 390 ff., 420
Arachnactis 61
Arachnoiden 322, 323, 536 ff.
Arachnoiden (Limulus) 530 ff.
Araneïnen 568 ff.
Araneïnen (Augen) 600
Arbacia 282, 292
Arca 925, 965, 975
Arca (Herz) 971, 972
Archhydra 80
Archianneliden 172 ff., 231
Archiblastula VIII
Archigetes 129 ff.
Archizoëa 404
Arenicola 183
Arethusina 514
Argiope 1233 ff., 1239, 1243
Argiope (Metamorphose) 1236
Argonauta 1095 ff., 1121 ff., 1146 ff.
Argulus 309, 434 ff.
Argyroneta 606
Aricia 173
Arion 1055 ff.
Arionellus 514
Aristeus 457
Artemia 328
Arthropoden 309 ff., 891
Arthrostraca 309, 310, 323, 338, 349, 350, 374, 440. 502
Articulamentum von Chiton 919
Asaphus 515
Ascandra 5
Ascaris 153, 158
Ascetta 5, 7
Ascidiae 1266
Ascidien (Eiablage) 1267
Ascidienlarven 1283, 1296, 1421
Ascidien (Amphioxus) 1448
Ascopodaria 1255, 1259, 1261
Ascothoracida 419
Asellus 318, 322, 349, 352. 372, 489, 502
Asellus (Echinorhynchus) 165
Aspidiotus 778
Astacus 314, 317, 319, 322. 329 ff., 354 ff., 362, 368, 371, 373, 376, 440, 464, 481
Astacidae 462
Asteracanthion 270, 280, 303
Asteriden 266, 268, 275, 278, 287
Asterina 266, 269 ff., 275, 289, 297
Asterina (Larve) 280
Asterope 371
Astraea 54
Astraeacea 63
Astroides 61
Astropecten 266
Asymmetrie (Gastropoden) 1021
Atax 623 ff., 628
Atlanta 1029 ff.
Atlanta (Laich) 989
Atlanta (Larve) 1011
Atorybia 36, 37
Atractonema 157
Atrochae 178 ff.
Atrypidae 1243
Attus 588
Atyephyra 309, 314, 320, 335, 358
Atypus 601, 619
Aulactinia 56, 57
Aulastoma 211, 219
Aurelia 66 ff., 77
Auricula 1047 ff.
Auricularia 279
Auronectidae 35
Autolytus 172, 201
Avicularien 1220
Aviculiden 956
Azygobranchier 987

Balaniden 371, 402 ff., 410
Balanoglossus 248 ff., 306
Balanoglossus (Chordaten) 1464
Balanophyllia 54
Balanus 316, 329, 373
Barentsia 1255
Basommatophoren 988, 1053
Belemniten 1140. 1147
Belemnoteuthis 1144
Belinurus 509, 530
Belosepia 1142
Beroiden 99
Bilateria XI
Biorhiza 764
Bipinnaria 129, 279 ff., 287
Birgus 474
Blastocöl VII
Blastomeren VII
Blastoporus VII
Blastosphaera VII
Blastotrochus 64
Blastula VI
Blatta 763, 766, 772, 773, 781, 792, 803, 816

Blattidae 761
Bojanus'sches Organ (Lamellibranchien) 967
Bolina 88, 97
Bolina-Stadium 98
Bombus 794
Bombyx 796, 877
Bonellia 203 ff.
Bopyriden 490
Bopyrus 490
Bostrychidenlarven 855
Bothriocephalus 124, 126, 128
Botryllidae (Knospung) 1367 ff., 1373
Botryllus (Knospen) 1302
Botrylluslarve 1293, 1297, 1302, 1368
Bowerbankia 1187
Bowerbankia (Embryonalentwicklung) 1190
Brachiella 321
Brachiolaria 279 ff., 287
Brachionus 170
Brachiopoda 1233
Brachyura 309, 439, 476, 502
Braconidae 856
Branchiobdella 224 ff.
Branchiopoda 309, 310, 328, 347, 377, 389, 500
Branchipus 309, 310, 314, 319, 328, 339, 359, 367, 375, 379, 389, 392 ff.
Branchiura 309, 434
Bryozoa ectoprocta 1187
Buccinum (Eikapseln) 990
Bucephalus 121
Bugula 1187, 1189, 1212, 1226
Bugula (Embryonalentwicklung) 1190
Bugula (Larve) 1199 ff.
Bugula (Metamorphose) 1200 ff.
Bulimus (Eiablage) 991
Bulla 1046
Buprestidenlarven 855
Busycon (Eikapseln) 990
Buthus 536
Byssusdrüse (Cyclas) 942
Bythinia 996 ff., 1004, 1010, 1017 ff.
Bythinia 1061 ff., 1073, 1076 ff.
Bythocaris 461
Bythotrephes 315, 318, 319, 397

Caducichordata 1266
Cadulus 985
Calaniden 427
Calcarea 5, 11
Caligiden 427, 429
Caligus 321, 429
Callianassa 317, 319, 469, 471
Callianira 87
Calliaxis 469, 471
Calliphora (Imaginalscheiben) 868
Calocaris 469, 471
Calotermes 882
Calyconula 41
Calycophoridae 34, 40, 43
Calyptopis-Stadien 440, 441 ff.
Cambarus 464
Campanularia 25, 26, 28
Campanulariden 26
Campodea 761, 798, 847, 879
Capitella 172, 196, 198
Capitelliden (Seitenorgane) 1463
Caprella 322, 342, 374
Carcinus 476, 481
Cardium 925, 926, 945, 975
Carididen 458
Carinaria 998, 1029 ff.
Carinaria (Laich) 989
Caryophyllia 54
Caryophyllaeus 129
Cataclysta 853
Cavolinia 996 ff., 1040 ff.
Cecidomya 764
Cecidomyialarven 761, 783, 845, 877
Cecidomya (Wirth von Atractonema) 158
Cellularia 1187
Cellularina 1187
Centropages 310
Cephalochorda 1430 ff.
Cephalodiscus 1253 ff.
Cephalopoden 1094 ff., 1176
Cephalothrix 148
Cerambycidenlarven 855
Cerataspis 457
Ceratocaris 501
Ceratosa 7, 11
Cerianthus 53, 58
Cercarie der Distomeen 119
Ceraria macrocerca 122
Cercaria setifera 121
Cerci (Insecten) 797, 855
Cerebraltuben (Gastropoden) 1061 ff.
Cerianthea 58, 61
Cestidae 98
Cestoden 123 ff.
Cestus 98
Cetochilus 310, 311, 315, 324 ff., 373, 378, 384, 423 ff.
Cetonia (Echinorhynchus) 164
Chaetoderma 909
Chaetogaster 1463
Chaetognathen 244 ff.
Chaetognathen (Brachiopoden) 1248
Chaetopoden 172 ff.
Chaetopteriden 180
Chalicodoma 786, 788, 792, 794, 812
Chalimus 429
Chalineen 8
Chalinula 8
Charybdaeidae 64, 65
Chelifer 560 ff.
Cheraphilus 460
Chermes 879
Chermetiden (Heterogonie) 878
Chiastoneurie (Gastropoden) 1023, 1060 ff.
Chilognathen 724
Chilopoden 724, 729 ff., 738, 748
Chilostomata 1187
Chirodota 278
Chironomus 766, 771, 783, 805, 811, 845
Chironomus (Gordius) 161
Chondracanthiden 427, 428, 433
Chondracanthus 315, 428, 433
Chonetes 1243
Chorda der Insecten 818
Chordata 1421 ff.
Chrysididen 827

Chrysomelinen 804
Chiton 910 ff.
Chitones 909, 1174
Choanoflagellaten (Poriferen) 12
Chromatophoren (Cephalopoden) 1119, 1123, 1159
Chromodoris 1034, 1037
Chrysalis 852
Chrysaora 71
Chthonius 556
Cicada 796
Ciona 1302
Circinalium 1363
Circinalium (Placenta) 1267
Cirratulus 172
Cirripedia 309, 311, 316, 329, 384, 401, 500
Cirroteuthis 1147
Cladocera 309, 310, 311, 315, 318, 323, 364, 371, 377, 384, 396 ff., 500
Cladonemiden 99
Clausilia 1055, 1057
Clausilia (Brutpflege) 992
Clava 25
Clavella 321
Clavellina 1280, 1289, 1296 ff., 1302, 1361 ff.
Clavellina (Knospung) 1365, 1373, 1375
Clavellinen (Embryonalentwicklung) 1267
Claviden 80
Clavularia 46, 48
Cleodora 1040 ff.
Clepsine 213 ff.
Clione 996 ff., 1044 ff.
Clione (Laich) 989
Clubiona 576, 582
Cnidarier 19 ff.
Cnidarier (Allgemeines) 80
Cocciden 778
Codonium 26
Coelenteraten (Poriferen) 12
Coeloblastula VIII
Coelocormidae 1420
Coelom XII
Coeloplana 101, 115
Colella (Knospung) 1367
Coleoptera 761, 786, 799, 804, 809 ff., 816
Coleoptera (Metamorphose) 854
Collembola 761
Conchoderma 410
Conocephalites 514
Conocyema 139
Copepoda 309, 310, 311, 315, 323, 387, 422, 500
Corallium 46, 51
Cordylophora 25
Corethra 860 ff.
Corixa 778, 803
Cormidien 42
Cornularia 48, 50
Corrodentia 761
Corrodentia (Metamorphose) 848
Corycaeiden 428
Corymorpha 27
Coryniden 80
Cotylorhiza 71
Coxaldrüsen (Arachniden) 557, 567, 619, 639
Crangon 309, 314, 322, 335, 351, 356, 363, 368, 374, 377, 460
Crangoninae 458
Crania 1243, 1245
Crania (Larve) 1241
Crepidula 995 ff., 1009, 1019
Crepidula (Brutpflege) 991
Crepidula (Eikapseln) 990
Crepidula (Furchung) 993
Creseis 1040 ff.
Creseis (Laich) 989
Cribrellum (der Spinnen) 608
Crinoiden 267, 272 ff., 294
Criodrilus 186 ff., 196
Crisia (Embryogenese) 1189
Cristatella 1187, 1207, 1217
Cristatella (Spermatozoen) 1188
Crustaceen 309
Crustaceen (Palaeostraken) 509, 510
Cryptocheles 461
Cryptophialus 410, 411, 421
Crystallodes 36
Ctenaria 99
Ctenodrilus 200
Ctenophoren 34, 86 ff., 115
Ctenophoren (Beziehung zu Molluskenlarven) 1167
Ctenoplana 101, 115
Ctenostomata 1187
Cucullanus 153, 159
Cucumaria 263, 278, 283 ff.
Culiciden (Laich) 762
Culicidenpuppe 854
Cuma 311, 320
Cumacea 309, 310, 322, 323, 342, 349, 351, 352, 440, 487, 502
Cumulus primitivus (Aran.) 571 ff.
Cuninen 26, 29, 32 ff.
Cunoctantha 32
Curculionidenlarven 855
Cuspidaria 925
Cyanea 71
Cyaneiden 76
Cyclas 925, 927 ff., 975
Cyclas (Trochophora) 940
Cyclatella 1263
Cyclomyaria 1420
Cyclopiden 427
Cyclops 324 ff., 351, 360, 367, 384, 386
Cyclops-Stadien der Copepoden 425
Cyclops (Nematoden) 159
Cyclops (Wirth von Archigetes) 129
Cyclops-ähnliche Larve der Pteromalinen 856
Cyclorhapha 854
Cyclosalpa 1410
Cyclosalpa pinnata 1347 ff., 1410
Cyclostomata 1187, 1453
Cyclostomenlarven 1204
Cydippiden 97
Cyllene 481
Cymbulia 996, 1040 ff.
Cymothoa 339, 342, 350, 351, 368, 374
Cymothoiden 489
Cynipiden (Heterogonie) 877
Cynipiden (Metamorphose) 855

Cynthia 1267, 1285
Cyphaspis 514
Cyphonautes (Larve von Membranipora) 1195 ff.
Cypriden 397
Cypridinen 310, 401
Cypris 310, 315, 397
Cypris-Stadium (Cirripedien) 405
Cyrtopia-Stadium 444
Cysticercus 126
Cystideen 305
Cytheriden 401

Dalmanites 512, 513
Daphnella 318
Daphnia 318, 323, 328, 348, 379
Decapoda 309, 310, 311, 322, 323, 329, 352, 365, 368, 372, 373, 379, 445 ff.
Decapoden (Cephalopoden) 1094
Demodiciden 632
Dendrocölen 103
Dendrocölum lacteum 110
Dendrogaster 419
Dendroptus 626, 629
Dentalium 978 ff., 1062, 1082
Dermaleichen 632
Dermaptera 761
Dermaptera (Metamorphose) 848
Desmacidon 8
Desmomyaria 1420
Desmophyidae 42
Desor'scher Typus (Nemertinen) 146
Deutovum (Acarinen) 623
Dias 310
Diapharyngealband (Pyrosoma) 1395
Diazona (Regeneration) 1360
Dibranchiaten 1094, 1140, 1158
Dictyocaris 501
Dichelestiiden 427, 429
Dicyemiden 135 ff.
Didemniden 1293
Didemnidae (Knospung) 1369 ff.
Didemnidae (Larven) 1297
Dilocarcinus 482
Dimya 965
Dimyarier 945
Dinophilus 140, 209 ff., 228
Diopatra 597
Diotocardier 987, 1080, 1082, 1086, 1174
Diphyiden 40, 42
Diphyopsis 42
Diplopoden 724, 734 ff., 738, 745, 747 ff.
Diplosomidae (Knospung) 1369 ff.
Diplozoon 122
Dipneumones 606, 608
Diptera 761, 767, 782, 845
Diptera (Metamorphose) 853
Disciniden 1243
Discina 1243, 1246
Discocölis 105, 106
Discomedusa 77
Disconanthae 38
Disconula 37
Discophoren 65
Dissoconcha (Lamellibranch.) 956
Distaplia 1275, 1280, 1282, 1285, 1287, 1339
Distaplia (Knospung) 1367, 1372 ff.
Distaplialarve 1293, 1297, 1367
Distomeen 115 ff.
Distomidae (Synascidien; Larven) 1297
Distomidae (Knospung) 1366
Distomum cygnoides 122
Distomum hepaticum 117
Distomum macrostomum 120
Distomum tereticolle 115
Dochmius 153, 157
Docoglossen 987
Dolchinia (Knospung) 1385, 1388
Doliolidae 1266, 1293, 1420
Doliolidae (Knospung) 1378 ff.
Doliolum 1284, 1306 ff., 1413
Doliolum (Knospung) 1378 ff., 1393
Doliolum (Generationswechsel) 1382, 1415
Doliolum (Lateralsprossen) 1381
Doliolum (Stolonen) 1310
Doliolum (Mediansprossen) 1381
Doliopsis 1420
Dolomedes 568
Donacia 804
Dondersia 909, 918, 921 ff.
Doris 1034, 1037
Doris (Analzellen) 1020
Doris (Laich) 989
Dorsalorgan (Insecten) 802
Doryphora 767, 786, 790, 804, 809, 823
Doto 996
Doto (Laich) 989
Dotterepithel (Cephalopoden) 1132
Dracunculus 159
Dreissena 926, 931 ff., 956
Dreissena (Larve) 935, 939, 941
Dromia 475
Dysdera 606
Dytiscuslarve 854

Ecardines 1240
Echinarachnius 267
Echinaster 280
Echiniden 263, 271, 275, 291
Echinobothrien 129
Echinocardium 263
Echinococcus 127
Echinodermen 258 ff.
Echinorhynchus 163
Echinothuriden 305
Echiuriden 203 ff., 242
Echiurus 205 ff.
Ectoderm VII
Ectoprocta 1187
Edriophthalmata 309
Edwardsien 57
Elaeoblast (Pyrosomen) 1330, 1396
Elaeoblast (Salpen) 1346, 1357, 1359
Elateridenlarven 854
Elaphocaris 450
Eledone 1095, 1148
Eledone (Dicyemiden) 135
Eleutheria 99
Elysia 1033 ff., 1038
Emarginula 1058
Emigrantes (Aphiden) 878
Emydien 675

Enantia spinifera 1171
Enchytraeoides 195
Enteropneusten 248 ff.
Enterostomum 110
Entocolax 1028
Entoconcha 996, 1028
Entoderm VII
Entomostraca 309, 347, 372, 373, 500
Entonisciden 491
Entoprocta 1255
Entoprocten (Molluscoiden) 1252
Entovalva 926, 942, 961, 1028
Eosphora digitata 168
Epeira 570 ff., 588
Epenthesis 26
Ephemera (Gordius) 161
Ephemeridae 761, 842
Ephemeriden (Metamorphose) 849, 882
Ephydatia 9 ff.
Ephyra 66, 74 ff., 76
Ephyropsiden 76
Epiactis 62
Epibulia 40
Ercolania 996, 1033, 1037
Ergasilus 351
Erichthina 445, 447
Erichthoidina 482
Erichthus 482, 485
Eriphia 319, 320, 335, 376, 378
Errantia 184
Ersaeen 42
Eruca 853
Eschara 1187
Escharina 1187
Escharinenlarven 1198
Esperia 8, 11
Estheria 309, 310, 394
Estheridae 394
Eudoxia 43
Eucharis 86, 97
Eucopepoda 309
Eucopiden 26
Eucratea 1187
Eucratea (Larve) 1197
Eudendrium 21
Eudoxien 42
Eulamellibranchier 925
Eunice 172
Euniciden (Nebendarm) 1463
Eupagurus 314, 319, 322, 335, 472
Euphaea 850
Euphausia 309, 351, 441
Euphausiden 372, 440, 441 ff., 501
Eupomatus 173 ff., 191, 195
Euramphaea 97
Eurylepta 105
Euryleptiden 104
Eurynome 478
Eurypterus 509, 531
Euscorpius 536
Eutima 44
Eutyphis 493
Excretionsapparate (ectodermale) der Gastropoden 1010
Exogone 172, 185

Farella 1187, 1188
Fasciolaria 1009
Fasciolaria (Eikapseln) 991
Filibranchier 925
Fiona 1033 ff., 1038
Firoloides 996 ff., 1029 ff., 1068
Firoloides (Laich) 989
Fissocaris 478
Fissurella 987, 996, 1058, 1076, 1080
Fissurella (Laich) 989
Fissurella (Larve) 1010
Furcilia-Stadium 444
Flabellum 62, 64
Flustra 1187, 1189, 1212, 1226
Flustrella (Larve) 1196 ff.
Flustrella 1187, 1210, 1217
Flustrina 1187
Formica 784
Forficula 761
Fragaroides 1361 ff.
Fragarium (Placenta) 1267
Fredericella 1187
Fulgur 1003, 1009, 1011, 1025
Fulgur (Eikapseln) 989, 990
Fulgur (Furchung) 993
Fundatrix (Aphiden) 878
Fungia 62, 64
Fusus 996 ff., 1004, 1019, 1025 ff., 1073
Fusus (Eikapseln) 990

Galathea 474
Galathodes 474
Galaxea 63
Galeodes 566
Galeolaria 42
Gamasiden 620, 626 ff., 632 ff.
Gammarus 309, 311, 315, 319, 322, 342, 350, 372, 374
Gammarus (Echinorhynchus) 165
Garneel-Stadium 439
Gasteropteron 1046 ff.
Gasterostomum 120
Gasterotrochae 178, 183
Gastroblasta 26
Gastrochaena 942, 957
Gastrodes 33
Gastropoden 987 ff., 1174
Gastrotrichen 170
Gastrula VI, VII, 81
Gebia 420, 469, 470
Gecarcinus 440, 481
Gelasimus 478, 481
Gemmulae 1, 15 ff.
Geophilus 724 ff., 730 ff.
Gephyreen 242
Gephyreen (Nebendarm) 1463
Gerardia 49
Geryonia 29 ff.
Geryoniden 29 ff., 34
Gigantostraken 498, 509, 533
Glochidium (Unioniden-Larve) 950
Glomeris 724, 734
Gnathobdelliden 217 ff.
Gnathostomata 309, 423
Gonactinia 58, 62
Gonerichthus 485, 487

Gonodactylus 485, 487
Gonophoren 19, 25
Gordiiden 160 ff.
Gorgonia 46
Gorgoniden 48, 49
Grapsion 492
Grapsoideen 478
Grubea 172, 185
Gryllotalpa 766, 773, 781, 796, 803, 807, 833
Gunda 1167
Gymnolaemata 1187, 1213
Gymnolaemen (Eibildung) 1187
Gymnolaemen (Knospung) 1218 ff.
Gymnosomen 988, 1044 ff.
Gyrinuslarve 854
Gyrodactilus 123

Halacarus 625, 629, 632, 633
Halarachne 620
Halcampa 57
Halcyonellea 1187
Halecium 28
Haliotis 987, 1024, 1058, 1067, 1076, 1080, 1086
Haliotis (Fühler, Dentalium) 986
Halisarca 6, 9
Halistemma 347 ff., 36, 39
Halocypriden 401
Harpactiden 427
Harpacticus 315
Heliopora 60
Helix 1050, 1055 ff., 1061, 1069 ff.
Helix (Eiablage) 991.
Hemiaspiden 523
Hemiaster 283
Hemimetabola 849
Herpetolitha 63
Heterakis 156
Heteraxonia XI
Heterocyemiden 139
Heterodera 158
Heteromorpha 848, 851
Heteropoden 987, 1009, 1029 ff.
Heteropoden (Laich) 989
Hexacorallia 49
Hexarthra 171
Hibernacula 1225
Hippa 314, 475
Hippidae 475
Hippolyte 458, 460
Hippopodius 34
Histiolyse 875
Hirudineen 212 ff.
Hirudo 212, 219
Holothurien 259, 271, 277, 283
Homarus 319, 320, 335, 351, 359, 368, 462
Homola 475
Homomorpha 848
Hoplophora 620
Hyalea 1040 ff.
Hyalocylis 1040
Hybocodon 37, 43
Hydra 25, 26, 27 ff.
Hydrachna 632
Hydractinia 25
Hydrocampa 853
Hydrocephalus 514
Hydrocoralliae 29
Hydroidea 19
Hydroid-Meduse 19, 22, 26
Hydrometra 777, 803
Hydrophilus 763, 764, 766, 767, 771, 772, 786, 788 ff., 803, 807 ff., 814
Hydrophiluslarve 854
Hydropolyp 22, 27
Hydrozoa 19
Hylobius (Wirth von Allantonema) 158
Hylotoma 784, 791, 796
Hymenocaris 501
Hymenoptera 761, 784, 799, 805, 808, 812 816
Hymenopterenlarven 855
Hymenopterenlarven (Spinndrüsen) 832
Hyperia 493
Hyperinen 493
Hypermetamorphose 855
Hypophorella 1187, 1188
Hypopherella (Larve) 1198
Hypopus 634

Janthina 1003
Janthina (Eikapseln) 991
Japyx 761, 764, 769, 829
Ibacus 469
Ibla 421
Ichneumoniden 827, 855 ff.
Ichthyocrinidae 295
Illaenus 514
Imago 847
Inachus 478
Insecten 761 ff.
Intoshia 133
Isodictya 8
Isopoda 309, 318, 321, 322, 338, 350, 362, 351, 420, 488 ff., 502
Julus 724 ff., 734
Ixodes 629, 632

Keimhautblastem 765
Kochlorine 411
Koenenia 559
Kopfblase (Gastropoden) 1026, 1055
Kopfniere (Anneliden) 175
Krystallstiel (Lamellibranch.) 962

Lacerta vivipera (als Cestodenwirth) 126
Lamellibranchiaten 925 ff., 1175
Lamellicornierlarven 854
Lampetia 88, 92, 97
Lanice 196
Larvenherz (Gastropoden) 1028, 1037
Lasidium (Anodonta) 953
Laura 402, 419
Leachia 1144.
Lecanium 778
Leiobunum 564
Lepadiden 402 ff.
Lepidoptera 761, 772, 783, 790, 806, 808, 816, 832
Lepidopteren (Flügel) 863
Lepidoptera (Metamorphose) 853

Lepidopteren (Parthenogenese) 877
Lepidopterenraupen 796
Lepidosteus 1283
Lepisma 761
Lepralia 1187, 1210
Lepralia (Eiablage) 1188
Lepralia (Embryonalentwicklung) 1190
Lepralia (Larve) 1198
Lepralia (Metamorphose) 1200 ff.
Leptodora 318, 348, 396
Leptaena 1243
Leptomedusen 25, 26
Leptoplana 105
Leptostraca 309, 310, 352, 440, 501
Lernaea 321, 427, 429 ff., 433
Lernaeascus 429
Lernaeopoda 321, 323, 427
Lernaeopodiden 431
Leucandra 5
Leucochloridium 120
Leucosolenia 15
Libellula 850
Libellulidae 761, 775 ff., 794, 801, 850
Ligia 309, 320, 321, 323, 338 ff., 350, 351, 502
Liguliden 129
Lilyopsis 42
Lima 975
Limacina 1041 ff.
Limapontia 1038
Limax 996, 1024, 1049, 1055 ff., 1072
Limax (Laich) 991
Limnadia 395
Limnaeus 996 ff., 1003, 1013, 1019 ff., 1049 ff., 1071, 1086.
Limnaeus minutus 118
Limnesia 633
Limnetis 395
Limulus 322, 509, 516 ff.
Limulus (Augen) 598, 603
Lina 786, 789 ff., 804
Lineus lacteus 141
Lineus obscurus 146
Lingula 1242, 1243, 1246
Lingula (Metamorphose) 1240 ff.
Liparis 877
Liriope 29 ff.
Lithobius 724, 734
Lithodes 474
Lithonephria 1267
Lithotrya 410
Lizzia 26
Lobatae 97
Loimia 196
Loligo 1095 ff., 1109 ff., 1124.
Loligopsiden 1144
Lonchophorus (Porcellanalarve) 474
Lopadorhynchus 191 ff.
Lophocalyx 15
Lophogaster 444
Lophogastriden 372, 444
Lophopus 1187
Loricaten 356, 464
Loxosoma 1255, 1259, 1261, 1262
Lucernaridae 64
Lucifer 312, 329, 440, 445 ff.
Lumbriconereis 179
Lumbriculus 200
Lumbricus 186 ff.
Lycosa 568, 575, 593 ff.
Lyda 797, 855
Lynceus 397
Lysierichthus 485, 487
Lysiosquilla 485, 487

Machilis 761, 796, 798
Macrobiotus 675
Macrura 309, 502
Madreporaria 55
Maeandrinen 64
Magelona 183
Maja 478
Makrostomum 113
Malacobdella 149
Malacostraca 309, 322, 435, 501
Mallophagen 778
Malpighische Gefässe (Arachniden) 553, 611, 626, 639
Manicinia 54, 56, 59
Mantis 773, 781, 792, 796, 798, 816, 820
Mantis (Eicocon) 762
Mantispa 852
Marestia 481
Mastigopus-Stadium 439, 449, 450
Medusoide 25
Medusom 37
Megalopa 439, 480
Megaloptera 852
Megascolex 193, 972
Melania (Brutpflege) 992
Melithaea 51
Meloë 791 ff., 796
Meloidae (Hypermetamorphose) 855
Melolontha 770, 794
Membranipora 1187, 1192
Membranipora (Intertentacularorgan) 1188
Membranipora (Larve) 1195 ff.
Mermis 157
Mertensien 97
Mertensia-Stadium 86, 97
Mesenchym XI, XII
Mesoderm VIII, XI, XII
Mesostomum 113
Mesotrochae 178
Mesozoen 139
Metanauplius 385, 438
Metazoa V
Metazoëa 439, 472, 479
Microchaeta 972
Microcotyle 122
Microcyema 139
Microgaster 856
Microhydra 26
Microphantes 606
Microporella 1187, 1189
Microporella (Embryonalentwicklung) 1190
Micropteryx 853
Microtelyphonidae 559
Millepora 29
Mitraria 181 ff.
Mitraria (Dondersia) 924
Mnemiopsis 97
Modiolaria 925, 927 ff., 945

Moina 310, 318, 326 ff., 347, 373, 379
Molguliden 1305
Mollusken 909 ff., 1161
Molluscoiden (Allgemeines) 1250
Monauleae 58
Monaxonia 14
Monolepis 481
Monopora vivipara 141, 149
Monophyes 43
Monophyidae 43
Monotiden 115
Monostonum 122
Monotocardier 987, 1081
Monoxenia 46
Montacuta 931, 945
Muggiaea 43
Müller'sche Larve der Turbellarien 107
Munida 474
Murex 1067, 1068
Murex (Eikapseln) 990
Musca 763, 764, 765, 771, 808 ff., 831
Musciden 767, 794, 801, 816
Musciden (Puppenentwicklung) 860 ff.
Myobia 620, 622 ff., 628
Myopsiden 1094, 1152
Myriopoden 323, 724 ff.
Myrmeleon 852
Mysideen 310, 440, 444, 502
Mysis 309, 311, 320, 323, 336 ff., 351, 352 ff., 368, 371, 372, 375, 376, 378, 379, 444
Mysis-Stadium 439
Mytilus 925 ff., 928, 934 ff.
Mytilus (Kiemen) 962 ff.
Myto 460
Myzostoma 210 ff.

Naïs 201, 1463
Narcomedusen 29, 32
Nassa 997 ff., 1019, 1025 ff., 1068, 1074
Nassa (Eikapseln) 989, 990
Natica 1025
Nauplius 384, 437, 493, 496
Nausithoë 72, 76
Nautiliden 1094, 1140
Nautilus 1116, 1123, 1139, 1146, 1148, 1150, 1155, 1157 ff.
Nebalia 309, 310, 322, 354, 378, 436, 440, 500, 501
Nemathelminthen 153 ff., 161
Nematoceren 860
Nematoden 153
Nematus 797
Nematus (Parthenogenese) 877
Nemertes lacteus 133
Nemertinen 141 ff.
Nemertinen (Amphioxus) 1461
Neomenia 909
Neophylax 783
Nephelis 213, 217 ff.
Nephropneusten 1079
Nephrops 463
Nereis 173, 184, 201
Nerine 183
Neritina 987, 995 ff., 1011 ff., 1019
Neritina (Eikapseln) 990
Neritina (Furchung) 993
Nesaea 629
Neuroptera (Metamorphose) 852
Neuroteres 877
Notodelphyiden 310, 428
Nototrochae 178, 183
Nucula 925, 956, 966, 969, 975
Nudibranchier 988, 1072
Nyctiphanes 443
Nymphon 654 ff., 667

Obelia 26
Obisium 628
Obolus 1242, 1243
Oceania 26, 72
Octacnemidae 1266, 1420
Octopus 1095 ff., 1119 ff.
Octopus (Dicyemiden) 135, 139
Oculinacea 63
Ocyale 568
Ocypoda 481
Ocyrrhoë 97
Odonaten (Flügel) 864
Odonaten (Metamorphose) 850
Oecanthus 766, 773, 781, 791, 803
Oestriden 761
Ogygia 514
Oigopsiden 1094, 1151
Olenellus 513
Oligochaeten 185 ff.
Oligocladus 109
Olynthus 5
Ommastrephes 1095, 1118, 1122, 1140, 1143 ff., 1158
Onchidium 988, 996, 1013, 1024, 1047 ff.
Onchidium (Augen) 960
Onchidium (Laich) 991
Oniscus 309, 320, 340, 351, 372, 374, 376
Onuphis 598
Onychophoren 677 ff.
Onychoteuthis 1144
Oöcien der Bryozoen 1188, 1220
Oöcium der Phylactolaemen 1206
Operculum (Gastropoden) 1013, 1036, 1043
Ophiactis 303
Ophiopholis 267
Ophioglypha 265
Ophiotrix 274
Ophiuriden 267, 269, 275, 290
Ophryotrocha 183
Opilio 564
Opisthobranchier 987, 1009, 1033 ff.
Orbiculoidea 1242, 1243
Orchestia 322, 342, 351
Oribatiden 620, 626, 629, 632
Orthis 1243
Orthisina 1243
Orthonectiden 133 ff.
Orthoptera 761, 781, 798, 803, 816, 843
Orthoptera (Metamorphose) 848
Orthorhapha 854
Oscarella 6, 11, 15
Ostracoda 309, 310, 315, 397, 500
Ostrea 925, 927 ff., 975
Ostrea (Larve) 929, 934
Otomesostoma 115
Ovicellen der Bryozoen 1188

Oxygyrus 1032
Oxygyrus (Laich) 989
Oxysoma 154
Oxyuris 153

Palaeostraken 498, 509 ff.
Palaeostraken (Allgemeines) 530
Palaemon 309, 314, 315, 819, 320, 322, 334, 378, 460, 461
Palaemonetes 314, 315, 460, 461, 481
Palaemoninae 458
Palaeophonus 640
Pallene 654 ff.
Paludicella 1187, 1225
Paludicella (Knospung) 1216
Paludina 998 ff., 1010, 1014 ff., 1019 ff., 1025 ff., 1061 ff., 1071, 1076 ff.
Paludina (Brutpflege) 992
Paludina (Furchung) 993
Palinurus 351, 465
Pandalus 351
Panopaeus 478
Panorpatae (Larven) 852
Pantopoden 498, 654 ff.
Paractiniae 57
Paradoxides 515
Parapodopsis 321
Paraponyx 853
Parasita (Copepoda) 309, 320, 321, 322, 348, 373, 427
Parenchymula 7, 20
Paribacus 469
Parnidenlarven 854
Patella 993 ff., 998 ff., 1005 ff., 1013, 1019 ff., 1024, 1051, 1067, 1080, 1086
Patella (Eiablage) 988
Patella (Larve) 1007
Patella (Chitonlarve) 911
Patella (Dentalium) 980
Paterina 1242, 1243
Paurometabola 848
Pauropus 559, 724, 743
Peachia 57
Pecten 925, 926, 946, 956, 964, 975
Pecten (Augen) 959
Pectinatella 1187, 1213
Pectunculus 975
Pedicellina 1255 ff.
Pedicellinopsis 1255
Pediculiden 778, 842
Pedipalpen 559
Pegea bicaudata 1335 ff.
Pelagia 66, 75 ff.
Pelagiden 76
Pemphiginen 878
Pemphigus 878
Penaeus 318, 319, 438, 440, 454 ff.
Penaeiden 438, 445, 454 ff.
Pennaria 25
Pennatula 51, 53 ff.
Pentactaea 305
Pentastomum 645 ff.
Perennichordata 1266
Peripatus 677 ff.
Peripatus (Crustaceen) 366, 498
Peripatus (Tracheen) 830
Peripatus (Insecten) 879
Periplaneta 842
Periplaneta (Eicocon) 762
Perlariae 761, 843, 850
Perophora (Knospung) 1303, 1365, 1373
Peteinura 457
Petrarca 419
Phacops 515
Phalangiden 564 ff.
Phalangiden (Tracheen) 607
Phalangium 564
Phallusia 1285, 1297
Phallusia (Kiemenspalten) 1302
Phaosphaeren (Scorp. Augen) 604
Phascolosoma 241 ff.
Phasmidae 761
Pherusa 1187
Pherusa (Larve) 1198
Phialidium 26
Philichthyden 427, 429
Philine 1037 ff., 1046
Philodromus 569
Philonexis 1096
Pholas 975
Pholcus 570 ff., 580 ff., 588, 611
Phoronidea 1178
Phoronis 1178 ff.
Phoronis (Brachiopoden) 1234
Phoxichilidium 654 ff., 668
Phoxinus laevis 123
Phronima 493
Phryganea 761
Phryganeenlarven 852
Phryganiden 771, 772, 805, 808
Phryganiden (Laich) 762
Phrynus 559
Phylactolaemata 1187, 1213
Phylactolaemen (Eibildung) 1187, 1189, 1205
Phylactolaemen (Knospung) 1216 ff.
Phylactolaemenlarven 1205 ff.
Phyllirhoe 1038
Phyllochaeta 181
Phyllodromia 814 ff., 836 ff.
Phyllophorus 278
Phyllopoda 309, 311, 326, 348, 351, 371, 387, 389, 494
Phyllosoma 464 ff.
Phylloxera 878
Physalia 34, 45
Physalidae 35
Physapoda 761, 778
Physonectae 34
Physophora 37
Physophoridae 34, 39
Phytopten 632 ff., 652
Phytophthires 778
Phytophthires (Heterogonie) 877
Pieris 763, 766
Pietocystis 127
Pileolaria 184, 199
Pilidium 109, 125, 129
Pilidium auriculatum 143
Pilidium brachiatium 143
Pilidium gyrans 143
Pilidiumlarve 141 ff., 150
Pilidium recurvatum 143

Pinna 975
Pinnixa 477, 481
Pisidium 925, 927 ff.
Placina 1
Placiniden 7, 11
Planaria angulata 110
Planaria polychroa 110
Planorbis 995 ff., 1010, 1019, 1025 1049 ff., 1072
Planorbis (Furchung) 993
Planula 2, 19, 20, 34, 46, 55, 82
Plathelminthen 103 ff.
Platygaster 786, 856
Platysceliden 493
Platysaccus 453
Plecoptera (Metamorphose) 850
Pleurobrachia 88, 97
Pleurobranchidium 1035
Pleurobranchus 1037
Pleurobranchus (Laich) 989
Pleurochaeta 193
Pleuronectiden 1461
Pleurotomaria 987, 1058
Plumatella 1187, 1205 ff.
Plumatella (Larve) 1207 ff.
Plumatella (Knospung) 1216 ff.
Pluteocaris 478
Pluteus 280, 290, 291
Pluteus (Pilidium) 144
Pneumatophoridae 34, 35
Pneumodermon 1045
Podocyste (Pulmonaten) 1056
Podophthalmata 309
Podura 761
Poduriden 769, 801
Poduriden (Furchung) 764
Polia 149
Polistes 784
Polycera 1038
Polycladen 103, 107
Polydesmus 724, 734 ff.
Polygordius 173 ff., 190, 196
Polylophus 15
Polynoë 172
Polyphyidae 42, 43
Polypodium 26
Polyopis 57
Polyphemus 315, 318, 319
Polystomeen 122
Polytrochae 178, 183
Polyxenus 724 ff., 734 ff.
Pomatoceros 173
Pontelliden 423
Pontophilus 458, 460
Porcellana 474
Porcellio 318, 340, 374
Poriferen 1
Porpita 34, 37
Portunus 322, 481
Praniza 351, 489
Praya 42
Prestwichia 523
Proboscidella 1243
Prodissoconcha (Lamellibranch.) 956
Proetus 514, 515
Proglottis (der Cestoden) 126
Proneomenia 909
Pronympha 856
Prorhynchus 113
Prosobranchier 987, 1009, 1025 ff.
Prosobranchier (Eiablage) 989
Prostoma VII
Prostomum 113
Protaxonia XI
Protobranchier 925
Protochordata 1421 ff.
Protodrilus 190
Protohydra 26
Protostraken 497, 498
Protozoa V, VI
Protozoëa 438
Protula 201
Pseuderichthus 485, 487
Pseudoceriden 104
Pseudochrysalis 855
Pseudocöl XII
Pseudogastrula 4
Pseudolamellibranchier 925
Pseudoscorpione 559 ff.
Pseudoscorpione (Tracheen) 607
Pseudosquilla 485, 487
Pseudovitellus (Aphiden) 778
Pseudozoëa (Stomatopoden) 485
Psocidae 761
Psolinus 278
Psyche 877
Psygmobranchus 173, 184, 193, 197, 199
Psylliden 778
Pteraster 290
Pterocaris 478
Pteromalinen 786
Pteromalinen (Eiablage) 762, 763
Pteromalinen (Metamorphose) 855 ff.
Pteropoden 988, 1009, 1039 ff.
Pteropoden (Laich) 989
Pteroptus 632
Pteroides 53
Pterotrachea 996, 1029 ff.
Pterotrachea (Laich) 989
Pterygogenea 761, 882
Pterygotus 509
Pterygosquilla 487
Ptychoparia 513
Pulmonaten 988, 1047 ff.
Pulmonaten (Laich) 989, 991
Pupa (Brutpflege) 992
Pupa coarctata 852
Pupa libera 852, 854
Pupa obtecta 852, 854
Pupiparen 761
Purpura 997 ff.
Purpura (Eikapseln) 989, 990
Pycnogoniden 654 ff.
Pycnogonum 654, 672
Pyraliden 853
Pyrosoma 1302, 1338, 1363, 1368, 1413 ff., 1420
Pyrosoma (Cyathozooid) 1315 ff., 1321
Pyrosoma (Embryonalentwicklung) 1311
Pyrosoma (erste Ascidiozooide) 1319 ff., 1325 ff.
Pyrosoma (Generationswechsel) 1415

Pyrosoma (Knopsung) 1389 ff.
Pyrosomidae 1266, 1284, 1293
Pyrrhocoris 777, 803, 807

Radicellata 1187
Radulatasche (Gastropoden) 1009, 1069
Raspailia 8
Ratarien 38
Rathkea 20
Redie der Distomeen 119
Remigrantes (Aphiden) 878
Reniera 8, 9, 11
Renilla 46, 47, 51 ff.
Retepora 1187
Rhabditis 153 ff., 158
Rhabdocölen 103, 113
Rhabdonema 159
Rhabdopleura 1253 ff.
Rhabdosoma 493
Rhipidoglossen 987
Rhizocephala 412, 422
Rhizocrinus 301
Rhizophysa 34, 45
Rhizostoma 77
Rhizoxenia 50
Rhodites 764
Rhopalonema 32
Rhopalura 133
Rhynchelmis 186 ff., 199
Rhynchobdelliden 213 ff.
Rhyncholophus 629
Rhynchonella 1248
Rhynchonellidae 1243, 1244
Rhynchota 761, 777 ff., 803
Rhynchoten (Metamorphose) 848
Rinalda 15
Rossia 1095, 1096
Rostellaria 1032
Rotatorien 168 ff., 228

Sabella 172
Sabellaria 173, 182
Sabinaea 460
Saccocirrus 193
Saccophyton 60
Sacculina 316, 412 ff.
Sacoglossen 1036
Sagitta 244 ff.
Sagitta (Brachiopoden) 1234
Salpa africana 1354, 1347
Salpa bicaudata 1335 ff., 1358
Salpa democratica mucronata 1340 ff., 1358, 1399
Salpa fusiformis 1347, 1399, 1410
Salpa hexagona 1334
Salpa maxima 1335, 1347, 1354
Salpa pinnata 1335, 1347 ff., 1358, 1399, 1410
Salpa punctata 1335, 1347
Salpa Thilesii 1334, 1399
Salpa zonaria 1334, 1399
Salpen (Embryonalentwicklung) 1333 ff.
Salpen (Generationswechsel) 1414
Salpen (Knospung) 1398 ff.
Salpidae 1266, 1284, 1413
Saltatoria 761
Salticus 606
Sao 511
Sapphirinen 427
Sarcophaga 761
Sarcoptiden 621, 632
Sarsia 26, 43
Scalpellum 411, 420, 421
Scaphiten 1146
Scaphopoden 978 ff.
Scarabus 1047 ff.
Schizocladium 26
Schizocrania 1243
Schizogonie (Anneliden) 200
Schizogonie (Echinodermen) 303
Schizopoda 309, 336, 352, 368, 440, 441, 501
Schizopoden-Stadium 439
Schizoporella 1187
Schizostomum 113
Schulp (der Cephalopoden) 1139
Schwanzblase (Pulmonaten) 1056
Sciocaris 453
Scissurella 1058
Sclerocrangon 460
Sclerogorgia 51
Scolex von Taenien 127
Scolopendra 724, 734, 746
Scolopendrella 567, 724, 743, 798, 879, 883
Scorpione 536 ff.
Scorpion (Augen) 547, 596, 598 ff., 603
Scorpione (Palaeostraken) 510, 517, 526, 529, 531
Scrobicularia tenuis 121
Scrupocellaria 1187
Scutigera 598, 724, 734, 746
Scyllarus 464
Scyphistoma 44, 65 ff.
Scyphomedusae 19, 64 ff.
Scyphomedusae (Allgemeines) 78
Scypho-Polypen 65 ff.
Scyphozoa 80
Scyphula 80
Sedentaria 184
Segestria 606
Selachier 1462 ff.
Semipupa 856
Sepia 1095, 1096 ff., 1127 ff., 1141, 1148 ff.
Sepia (Dicyemiden) 135, 139
Sepiola 1095, 1096, 1113
Sepiola (Dicyemiden) 135
Sergestes 450 ff.
Sergestiden 438, 445
Serialaria 1187
Serialaria (Larve) 1204
Sesarma 478
Sexuparen (Aphiden) 877
Sialiden 852
Sicyonis 57
Sida 318
Simulia 783
Siphonaptera (Larven) 854
Siphonodentalium 985
Siphonophora 19, 34 ff.
Siphonula 37
Silicispongiae 11
Sipunculiden 235 ff., 242
Sipunculiden (Phoronis) 1185
Sipunculiden (Molluscoiden) 1251

Siriella 371
Sisyra 852
Sitaris (Metamorphose) 855
Sminthurus 567, 761, 883
Solenobia 877
Solenoconchen 978 ff., 1175
Solenogastren 909, 921 ff., 1170
Solenomyia 925, 965, 969, 975
Solpugiden 566 ff.
Solpugiden (Tracheen) 607
Spatangus 281 ff., 291 ff.
Spathegaster 877
Sphaerechinus 263
Sphaerogyna 633
Sphaeronella 431
Sphaerosyllis 172
Sphaerothylacus 402
Sphaerularia 157
Sphinx 796
Spio 182, 183
Spirialis 1041
Spiriferidae 1243
Spiropagurus 474
Spiroptera 156, 159
Spirorbis 172, 185
Spirula 1094, 1123, 1139 ff., 1145
Spirulirostra 1140, 1142
Spondylus 975
Spondylus (Augen) 960
Spongelia 7
Spongicola 72
Spongilla 1, 9 ff., 15
Sporocyste der Distomeen 118
Sporophoren 25
Sporosacs 19, 27
Squilla 371, 487
Squillerichthus 486
Squilloidstadium 486
Statoblasten der Phylactolaemen 1220 ff.
Staphylinen 761
Stenobothrus 781, 789 ff., 816, 820
Stenopus 458
Stephalia 35
Stephanomia 34 ff.
Stephanoscyphus 72
Sternaspis 179
Sterroblastula IX
Sterrogastrula IX
Stilifer 1028
Stolonata 1187
Stolonifera 1187
Stomatopoda 309, 365, 377, 440, 482, 500, 501
Stomobrachium 26
Stratiomyslarve 853
Stringocephalen 1234, 1243
Strobila 66, 72 ff.
Strombus 1032
Strongylocentrotus 263, 291
Strongylosoma 724, 734 ff.
Strophaeodonta 1243
Strophomena 1243
Styeliden (Larven) 1297
Stylasteridae 29
Styli (Orthopteren) 797
Styliola 1040 ff.
Stylochopsis ponticus 110
tylochus pilidium 105, 107, 109
tylodrilus 198
Stylommatophoren 988, 1053, 1055 ff., 1079
Stylopiden 761
Stylorhiza 78
Subimago 850
Subnympha 856
Succinea 1013
Succinea amphibia 120
Sunamphithoë 342, 374
Sycandra 2
Syllis 172, 201
Syllis ramosa 202
Sympagella 15
Symphylen 724, 743, 879
Sympodium 46, 47
Synagoga 419
Synapta 259, 268, 284 ff.
Synascidien (Embryonalentwicklung) 1267
Synascidien (Generationswechsel) 1414
Synascidien (Keimblätterbildung) 1275
Synascidien (Knospen) 1372 ff.

Tachinen 761
Taenia coenurus 127, 130
Taenia echinococcus 130
Taenien 125
Tanais 309, 322, 323, 351, 352, 488
Tanystylum 654 ff., 666
Taonius 1144
Tarantula 568
Tardigraden 675 ff.
Tectibranchier 988, 1046
Tegenaria 572 ff.
Tegmentum der Chitonen 919
Teleas 857
Telepsavus 181
Telotrochae 178
Telphusa 440
Telyphonus 559
Tendra 1210
Tendra (Embryonalentwicklung) 1190
Tendra (Larve) 1194 ff.
Tenebrio 796
Tentakel (Gastropoden) 1013
Tentorium 818
Tenthredinidenlarven 796, 855
Terebella 173, 179 ff., 183, 193
Terebratella 1243
Terebratula 1233
Terebratulidae 1243, 1244
Terebratulina 1233, 1241
Terebratulina (Metamorphose) 1236
Teredo 925, 926 ff.
Teredo (Larve) 933, 937
Termitenflügel 864
Termitidae 761
Tergipes 1038
Tergipes (Laich) 989
Testacella 1053
Testicardines 1233
Tetilla 15
Tetrabranchiaten 1094
Tetranychus 621, 628, 632
Tetrapneumones 606, 608
Tetrastemma 149
Tetraxonia 14
Thalassema 203 ff.
Thalassiniden 469
Thalia democratica mucronata 1340 ff.

Thaliacea 1266
Thecidiidae 1243
Thecidium (Metamorphose) 1236
Thecidium 1233, 1235 ff., 1239, 1243
Thecosomen 988, 1040 ff.
Thenus 469
Theridium 570 ff., 611
Tethya 15
Thoë 87, 97
Thoracica 402
Thoracostraca 309
Thrips 761
Thyca 1028
Thysanoptera 848
Thysanozoon 104, 108
Thysanura 761, 798, 843, 847, 858, 879
Tiariden 32
Tiedemannia 1040 ff.
Tornaria 253 ff., 306
Tornaria (Pilidium) 143
Tornatella 1036
Tracheliastes 433
Trachelifer (Calliaxislarve) 471
Tracheophysae 34, 37
Trachomedusen 29
Trematoden 115
Tremoctopus 1096
Triarthus 514
Trichina 153, 159
Trichocephalus 153, 156
Trichodactylus 482
Trichoptera 761, 783, 832
Trichoptera (Metamorphose) 852
Trichopteren (Parthenogenese) 877
Tricladen 103, 110
Trigonia 966
Triloba 481
Trilobiten 498, 509, 510 ff., 527
Trilobiten (Augen) 599
Trilobiten-Stadium (Limulus) 522
Trinucleiden 530
Trinucleus 515
Tritovum (Acarinen) 624
Trochosphaera 175
Trochosphaera äquatorialis 170, 228
Trochophora (Anneliden) 175 ff.
Trochophora (Dentalium) 980
Trochophora (Dondersia) 924
Trochophora (Lamellibranch.) 931
Trochophora (Mollusken) 1165
Trochophora (Pilidium) 142
Trochophora (Rotatorien) 170
Trochus 987, 1067, 1080
Trombidium 620, 623 ff., 632
Tropidoleptus 1243
Turbellarien 103 ff.
Turbellarien (Beziehung zu Mollusken) 1167
Tubifex 186
Turbinaria 63
Tubipora 51
Tubularia 25, 26, 27
Tunicaten 1266
Tunicaten (Knospung) 1360
Turbo 987, 1067
Turritopsis 32
Tylus 831
Typhlosolis (Lumbricus) 199
Tyroglyphus 620, 625, 632, 634

Umbrella 995, 1002
Umbrosa 77
Unioniden 925 ff., 947 ff.
Urnatella 1255
Urnieren (Gastropoden) 1010, 1015, 1050 ff.
Urniere (Lamellibranch.) 938
Uroceridae (Larven) 855
Urosalpinx 997 ff.
Urosalpinx (Eikapseln) 990
Urphyllopoden 494, 499

Vaginulus 1048
Valkeria (Eiablage) 1188
Velella 34
Velelliden 37, 40
Veligerlarve (Gastropoden) 1011, 1035
Velum (Gastropoden) 1009
Velum (Lamellibranch.) 934
Vermetus 996 ff., 1004, 1011, 1025. 1051, 1062, 1066 ff., 1083
Vermetus (Brutpflege) 992
Vermetus (Larve) 1012
Versuridae 78
Vertebraten 1421 ff.
Vertebraten (Amphioxus) 1449 ff., 1460 ff.
Vesicularia 1187
Vesicularia (Eiablage) 1188
Vesicularia (Larve) 1204
Vesiculariidae 1187
Vesicularinenlarven 1204
Vespa 828
Vibracularien 1220
Victorella 1187, 1225
Vitellophagen 767
Vitrina (Brutpflege) 992
Volucella (Imaginalscheiben) 871

Wasser-Pulmonaten (Laich) 989

Xantho 478
Xiphidium 820
Xiphosuren 498, 509, 516 ff.

Yoldia 925, 965, 966

Zaitha 796
Zetes 673
Zeugobranchier 987
Zoantheae 58
Zoantharia 53
Zoanthus 62
Zoëa 387, 437, 438, 494
Zoontocaris 474

AUTOREN-REGISTER.

A.

Adams Cephalopoden 1146
Adler Spathegaster 877
Adlerz Pantopoden 664
Agassiz A. Anneliden 183
Arachnactis 61
Asteriden 287
Autolytus 201
Balanoglossus 248
Ctenophoren 87 ff.
Echinodermen 268 ff., 283, 294
Limulus 523
Planaria 110
Velelliden 37
Agassiz L. Aurelia 66
Cyanea 71
Hydroiden 23
Alder und Hancock Opisthobranchier 1033, 1038
Allman Ctenophoren 87 ff.
Cyphonautes 1195
Hydroiden 24, 26, 27
Phylactolaemen 1207 ff.
Stephanoscyphus 72
Andres Actinien 59, 63
Andrews Anneliden 958
Apostolides Ophiuren 274
Appellöf Sepia 1143
Ayers Oecanthus 766 ff.
Teleas 856.

B.

Balbiani Araneïnen 569 ff.
Insecten 836 ff.
Myriopoden 323
Phalangiden 565
Balfour Anneliden 228
Araneïnen 573 ff.
Cephalopoden 1148
Chordaten 1464
Ophiuren 274
Peripatus 687 ff.
Balfour Siphonophoren 37, 43
Tunicaten 1283, 1415, 1422
Zoëa 495
Barrande Trilobiten 511 ff.
Trilobitenaugen 599
Barrois Ch. Ascandra 5
Desmacidon 8
Oscarella 6
Barrois J. Anchinia 1386 ff.
Araneïnen 583 ff.
Bryozoen 1190 ff.
Chelifer 560
Crinoiden 267 ff., 273, 296
Doliolum 1380 ff.
Entoprocta 1258 ff.
Gastropoden 1069
Limulus 531
Nemertinen 146 ff.
Salpen 1348 ff.
Barrois, Th. Lamellibranchier 962
Mytilus 925
Bate, Spence Amphion 461
Anceus 490
Anomuren 472 ff.
Carcinus 476 ff.
Crustaceen 364
Penaeiden 454 ff.
Phyllosomen 464 ff.
Platysceliden 493
Sclerocrangon 460
Sergestiden 445 ff.
Bateson Balanoglossus 249 ff., 1253, 1464
Baur Astacus 359
Beard Myzostoma 211
Vertebraten 1462
Beddard Anneliden 193, 973
Arthropoden 907
Beecher Brachiopoden 1242 ff.
Bedot Velelliden 37
Behme Pulmonaten 1079
Bemmelen van Brachiopoden 1248
Lepidopteren 864
Beneden E. van Cestoden 123
Crustaceen 348

Beneden E. van Furchung der Crustaceen 311 ff.
Dicyemiden 136 ff.
Limulus 531
Mysis 320, 352 ff., 444
Beneden E. van und Bessels Crustaceen 311 ff.
Beneden van und Julin Ascidien 1267 ff., 1346, 1359, 1361 ff., 1420 ff.
Vertebraten 1462
Beneden P. J. van Acarinen 644
Ascidien 1269
Cestoden 132
Cyanea 71
Farella 1188
Loligo 1109
Paludicella 1225
Phoronis 1186
Pentastomum 646
Sepiola 1095
Benham Anneliden 198
Phoronis 1248
Bergh R. S. Anneliden 190 ff., 968
Hirudineen 215, 220 ff.
Lucernaria 64
Oligochäten 339
Berlese Acarinen 634
Bernard Apus 420
Prosobranchier 1089
Bertkau Araneïnen 594 ff., 601, 619, 643
Biehringer Distomeen 119
Birula Solpugiden 568
Blanc Cuma 311, 320, 343
Blochmann Aplysia 995 ff., 999, 1033
Brachiopoden 1245 ff.
Bryozoen 1214, 1226
Chermes 878
Dreissena 931
Insecten 323, 763 ff.
Neritina 990 ff.
Paludina 1014
Scorpion 540
Blochmann und Hilger Gonactinia 58, 62
Blumrich Chiton 917
Boas Arthrostraken 502
Asellus 350
Cerataspis 458
Crustaceen 366
Dromia 476
Palaemonetes 461
Pteropoden 1042, 1046
Bobretzky Astacus 314, 330 ff., 355 ff., 359 ff.
Cephalopoden 1099 ff., 1133 ff., 1150 ff.
Gastropoden 990 ff., 1025 ff.
Insecten 764
Oniscus 320 ff., 340 ff., 359 ff.
Palaemon 314 ff., 334 ff.
Bode Myriopoden 741
Boveri Amphioxus 1429, 1446, 1454, 1456 ff.
Bourne Hirudineen 235
Boutan Fissurella 1010, 1059
Bouvier Prosobranchier 1089
Braem Phylactolaemen 1205 ff.
Brandt A. Libelluliden 774 ff.
Brauer A. Branchipus 314
Brauer Fr. Apus 348, 390 ff.
Insecten 761, 847 ff.
Brauer und Redtenbacher Insecten 864
Braun Dicyemiden 140
Gastropoden 1028
Orthonectiden 140
Pulmonaten 1079 ff.
Unioniden 953 ff.
Brock Cephalopoden 1096, 1158
Pulmonaten 1086
Brook Carcinus 481
Trachelifer 471
Brook und Hoyle Euphausia 441
Brooks Cnidaria 81
Cuninen 32
Epenthesis 26
Eutima 44
Generationswechsel 1416
Geryoniden 29
Lingula 1240
Loligo 1109 ff.
Lucifer 312, 330, 445 ff.
Mollusken 1177
Ostrea 925 ff.
Prosobranchier 990 ff., 997 ff.
Salpen 1360, 1398 ff.
Sergestiden 453
Stomatopoden 482 ff.
Brooks und Bruce Limulus 517
Brooks und Herrick Stenopus 458
Bruce Araneïnen 605
Cephalopoden 1133
Pedipalpen 559
Buczynski Parapodopsis 321
Bullar Cymothoa 342, 350 ff., 362. 370, 374, 420, 492
Bülow Lumbriculus 233
Burmeister Chalimus 429
Bury Crinoiden 267 ff., 274, 295
Bütschli Apis 786 ff.
Brachiopoden 1248
Gastropoden 1021
Nematoden 154 ff.
Nephelis 217 ff.
Paludina 998, 1014 ff.
Pecten 960
Pilidium 143
Placula 1271
Poriferen 12
Sagitta 244
Salpen 1345.

C.

Caldwell Brachiopoden 1246 ff.
Molluscoiden 1250
Phoronis 1178 ff.
Camerano Gordius 160
Canestrini Acarinen 633
Carpenter P. H. Antedon 304
Carpenter W. B. Antedon 301 ff.
Purpura 1089

Carrière J. Arachn. Augen 604
Chalicodoma 786 ff.
Crustaceen 370
Gastropoden 1069
Insecten-Augen 827 ff.
Lamellibranchier 958, 974
Carter Oscarella 6
Chabry Ascidien 1269 ff.
Chamisso Salpen 1334
Chiaje St. delle Cephalopoden 1146
Cholodkowsky Blatta 781 ff.
Chermes 879
Chun Ctenophoren 87 ff.
Cölenteraten 114, 131
Siphonophoren 34 ff.
Ciamician Tubularia 27
Claparède Acarinen 621
Araneïnen 571 ff.
Bugula 1199
Cyphonautes 1195
Loxosoma 1263
Neritina 1013
Claparède und Metschnikoff Anneliden 178 ff.
Claus Amphion 461
Amphipoden 493
Anomuren 472 ff.
Apus 359 ff., 390 ff.
Argulus 434
Asellus 352
Atorybia 37
Aurelia 66 ff.
Branchipus 328, 359 ff., 375 ff., 389, 392 ff.
Cestoden 129
Chrysaora 71
Cirripedien 401 ff.
Copepoden 315, 423 ff.
Crangon 460
Ctenophoren 86 ff.
Cymothoa 351
Cypridinen 401
Cypris 397 ff.
Decapodenkiemen 372
Discomedusen 79
Dotterhaut der Crustaceen 311
Estheria 394
Euphausia 441 ff.
Generationswechsel 1414
Halocypriden 401
Hippolyte 458 ff.
Hydroiden 19
Inachus, Maja 478
Limulus 531
Lynceus 397
Medianaug. Crustac. 639, 666, 898
Metazoëa 439, 471, 479
Molluscoiden 1250
Nauplius 385, 494
Nausithoë 76
Nebalia 501
Nephrops 463
Penaeus 454 ff.
Phyllosoma 464 ff.
Sergestiden 445 ff.
Siphonophoren 39 ff.
Claus Stomatopoden 482 ff.
Thalassiniden 469 ff.
Tanais, Apseudes 352, 488
Umbrosa 77
Colton und Garman Arbacia 292
Conklin Crepidula 993 ff.
Conn Brachyuren 478
Decapoden 323
Thalassema 203 ff.
Tubularia 27
Cori Bryozoen 1213, 1226
Phoronis 1178 ff.
Coste Phyllosoma 464
Couch Maja 478
Phyllosoma 464
Crady Mac Bolina 97
Brachiopoden 1240
Cuninen 32
Croneberg Arachnoiden 636
Pseudoscorpione 564
Solpugiden 566
Czokor Acarinen 632.

D.

Dall Lamellibranchier 965
Dalyell Actinien 63
Planula 20
Tubularien 26
Dana Erichthina 445 ff.
Euphausiidae 441
Megalopen 481
Darwin Cirripedien 408 ff.
Davenport Bryozoen 1205 ff.
Davidoff Appendicularien 1269
Distaplia 1269 ff., 1275, 1280 ff., 1420
Phialidium 26
Delage Sacculina 412
Della Valle siehe Valle
Désö Tethya 15
Desor Nemertinen 146
Dewitz Insecten 797, 843, 856, 860
Dicquemare Actinien 63
Dieck Cephalothrix 148
Dietl Astacus 363
Cephalopoden 1155
Dohrn Amphion 461
Anomuren 472 ff.
Cerataspis 457
Cirripedien 404 ff.
Crustaceen 322 ff.
Cumaceen 351, 488
Daphnia 348, 396
Elaphocaris 450 ff.
Fissocaris 478
Insecten 882
Limulus 517 ff.
Nauplius 385 ff., 396, 494
Palaeostraken 509
Palinurus 351, 356
Pantopoden 654 ff.
Phyllosoma 464 ff.
Physapoden 778
Praniza 351, 490
Tunicaten 1422
Vertebraten 1461

Doyère Tardigraden 675
Drasche R. v. Polychaeten 173
Dreyfuss Phylloxera 878
Driesch Hydroiden 22.

E.

Edwards H. Milne Molluscoiden 1250
Anneliden 234
Ascidien 1269, 1299
Crustaceen 364
Glaucothoë 474
Milne-Edwards und Haime Zoantharia 55 ff.
Ehlers Anneliden 202
Cephalodiscus 1250 ff.
Entoprocta 1255 ff.
Hypophorella 1188, 1212
Molluscoiden 1250
Ehrenbaum Crangon 460
Lamellibranchier 956
Ehrenberg Cyphonautes 1195
Eisig Capitelliden 198, 641, 759, 1463
Pulmonaten 1086
Emerton Araneïnen 581 ff.
Erlanger R. v. Bythinia 998 ff., 1004, 1061 ff.
Paludina 1004, 1014 ff., 1061 ff.
Prosobranchier 1081
Eschricht Salpen 1334
Eschscholz Lonchophorus 474.

F.

Fabre Meloiden 855
Myriopoden 725, 741
Farre Alcyonidium 1188, 1193, 1226
Faussek Phalangiden 564 ff.
Faxon Anomuren 472 ff.
Cambarus 464
Palaemonetes 315, 460
Panopaeus 478
Pantopoden 674
Pinnixa 477, 481
Fernald Arthropoden 641, 904
Fewkes Anneliden 234
Ctenophoren 97
Echiniden 282, 292
Ophiuren 274
Pilidium 143
Siphonophoren 34 ff.
Tornaria 258
Ficker Estheria 394
Fiedler Spongilla 1
Filippi de Ichneumoniden 856
Pentastomum 652
Fischer M. H. Nudibranchier 1072
Fleischmann Echinocardium 264
Lamellibranchier 974
Flemming Unioniden 947
Foettinger Pedicellina 1259
Phoronis 1178, 1180
Fol Appendicularien 1266, 1269
Ascidien 1269
Cephalopoden 1161
Ctenophoren 87 ff.
Doliolum 1306 ff.
Geryonia 29
Heteropoden 989, 999 ff., 1029 ff.
Lucernaria 64
Pteropoden 989, 999 ff., 1040
Pulmonaten 1049 ff.
Ford Trilobiten 511 ff.
Forel Unioniden 947
Fowler Rhabdopleura 1250 ff.
Fraipont Polygordius 175, 190, 196
Fraisse Gastropoden 1068
Frauenfeld G. v. Acarinen 630
Frenzel Lepidopteren 874
Fritsch Copepoden 326
Fürstenberg Acarinen 644
Fullarton Pecten 925, 946.

G.

Gaffron Peripatus 713 ff.
Ganin Ascidien 1303, 1368 ff., 1414
Ichneumoniden 856
Insecten 1139
Insecten 860 ff.
Lamellibranchier 968
Lepidopteren 806
Pelodera 162
Pulmonaten 1050, 1083
Scorpion 540
Spongilla 9 ff.
Garstang Botryllus 1302
Gegenbaur Actinotrocha 1182
Balanoglossus 1464
Chiton 918
Crustaceen 377, 386
Didemnidae 1369
Doliolum 1306 ff., 1381 ff.
Gasteropteron 1047, 1093
Heteropoden 1029 ff.
Heteropoden und Pteropoden 1009
Insecten 882
Phyllosoma 468
Pilidium 144
Pteropoden 1040 ff.
Pulmonaten 1055
Sagitta 244
Siphonophoren 34 ff.
Tunicaten 1423
Gerbe Phyllosoma 464
Gerlach Pentastomum 652
Gerstäcker Phyllosoma 464
Giard Ascidien 1361 ff.
Balanoglossus 258
Cirripedien 422
Lithonephria 1267
Mollusken 1177
Orthonectiden 133
Giard und Bonnier Entonisciden 491
Girod Cephalopoden 1138, 1160
Göldi Dilocarcinus 482
Göppert Salpen 1345
Goette Antedon 268 ff., 276, 298
Aurelia 66 ff.
Echinodermen 270
Nematoden 153 ff.

Goette Nereïs 173, 189, 190
Polycladen 101 ff.
Poriferen 12
Spongilla 9 ff., 16
Stylochus 105 ff., 109
Tornaria 255
Unioniden 929 ff., 947
Gossen Insecten 796
Gourret Dromia 476
Xanto, Inachus 478
Graber Insecten 764 ff.
Insecten 1139
Graff L. v. Enantia 1171
Myzostoma 235
Turbellarien 115, 131
Grassi Apis 808 ff.
Japyx 764, 769, 829
Koenenia 559
Sagitta 247
Termiten 864
Greeff Echinodermen 268 ff.
Echinorhynchus 163
Protohydra 26
Grenacher Arthropodenaugen 894, 897 ff.
Cephalopoden 1095 ff., 1122 ff., 1152 ff.
Crustaceen 368 ff.
Insecten 827 ff., 883
Myriopoden 746
Spinnenaugen 601
Grimm v. Chironomus 877
Grobben Anneliden 234
Cephalopoden 1155 ff.
Cestoden 129
Cetochilus 311, 315, 324 ff., 351, 359 ff., 423 ff.
Cladoceren 309, 371, 395
Crustaceen 365
Cuspidaria 925
Doliolum 1306 ff., 1378 ff.
Euphausia 351
Generationswechsel d. Tunicaten 1414 ff.
Heteropoden 1032
Lamellibranchier 971, 1173
Moina 326 ff., 347, 359 ff., 372
Pteropoden 1046
Sacculina und Balanus 330
Grube Limnetis 395
Gruber Cestoden 129
Gudden Acarinen 630.

H.

Haacke Charybdaea 65
Hydra 28
Zoantharia 59
Haase Arachniden 641
Insecten 796 ff.
Myriopoden 734, 757
Haddon Bryozoen 1210 ff.
Gastropoden 1003 ff.
Opisthobranchier 1033
Zoantharia 56 ff.
Häckel Asteriden 303
Aurelia 66 ff.
Balanoglossus 1464
Ctenophoren 99
Häckel Geryoniden 31
Monoxenia 46
Nauplius 386, 493
Penaeus 318, 330 ff.
Siphonophoren 34 ff.
Tunicaten 1423
Hagen Odonaten 850
Haller B. Chiton 921
Haller G. Acarinen 620, 626, 634
Hallez Nematoden 153 ff.
Polycladen 101 ff.
Rhabdocölen 114
Tricladen 110
Hamann Discomedusen 78
Echinodermen 302
Hydroiden 27
Hancock Alcippe 411
Hansen Amphineuren 924
Harmer Alcyonidium 1193 ff.
Crisia 1189
Cephalodiscus 1250 ff.
Dinophilus 210
Entoprocta 1255 ff.
Hartlaub Ctenophoren 99
Obelia 26
Haswell Phyllosoma 469
Hatschek Amphioxus 1270, 1279, 1429 ff.
Anneliden 173 ff., 186, 230 ff.
Bryozoen 1218
Chiton 918, 924
Cnidaria 80
Crustaceen 365
Ctenophoren 99
Cyphonautes 1195
Echinodermen 264
Echiurus 205 ff.
Entoprocta 1255 ff.
Eupomatus 173
Hydroidea 19
Insecten 360
Lepidopteren 800, 819, 832
Mollusken 1167
Molluscoiden 1250
Nauplius 386, 496
Polygordius 175 ff.
Protaxonia XI
Rotatorien 171
Siphonophoren 44
Sipunculus 237 ff.
Teredo 926 ff.
Tunicaten 1422
Heathcote Myriopoden 727
Myriopoden 844
Heckert Leucochloridium 120
Heider A. v. Calycoblasten 62
Cerianthus 58
Heider K. Hydrophilus 763 ff.
Insecten 763 ff.
Oscarella 6
Poriferen 12
Salpa mucronata 1341 ff.
Henchman Pulmonaten 1061
Henking Acarinen 623, 626 ff.
Musca 764
Phalangiden 564 ff.
Hensen Brachiolaria 263

Herbst Myriopoden 755
Herdmann Ascidien 1367, 1420
Octacnemus 1420
Herold Araneïnen 576
Herrick Alpheus 314, 335, 369, 461
Homarus 319, 335, 351
Hertwig O. Ascidien 1268, 1284, 1394
Nausithoë 72
Sagitta 244
Hertwig O. und R. Anthozoen 45
Brachiopoden 1248
Cnidaria 79
Hydroiden 24
Insecten 814
Mesenchym XII
Zoantharia 55 ff.
Hertwig R. Actinien 57
Ascidien 1292
Ctenophoren 87 ff.
Hesse Anceus 490
Lernäen 433
Heymons Phyllodromia 816 ff.
Umbrella 995, 1002
Hickson Hydrocoralliae 29
St. Hilaire G. Insecten 1462
Hilgendorf Pterygosquilla 487
Hilger Gastropoden 1068
Hincks Alcyonidium 1188, 1226
Hjort Ascidien 1288
Botryllus 1368 ff., 1417
Hodge Pantopoden 674
Hoek Balanus 316
Copepoden 315, 324 ff., 372
Scalpellum 411, 421
Pantopoden 654 ff.
Hoffmann Clepsine 235
Nemertinen 149
Horst Hermella 234
Ostrea 926 ff.
Hoyle Pentastomum 650
Hubrecht Chordaten 152
Dondersia 921
Nemertinen 146 ff.
Hutton Peripatus 677 ff.
Huxley Crustaceen 364, 372, 387
Limulus 531
Ostrea 946
Protula 201
Pyrosoma 1312, 1332, 1389 ff.
Salpen 1398 ff.

I und J.

Jackson Lamellibranchier 941 ff., 945, 955, 962
Jacobson Glochidium 952
Jaekel Cephalopoden 1144
Jaquart Pentastomum 651
Jatta Cephalopoden 1155
Jaworowsky Araneïnen 581, 636
Jhering H. v. Cephalopoden 1155 ff.
Chiton 918
Gastropoden 1024
Lamellibranchier 975
Mollusken 1177
Onchidium 1048
Jhering H. v. Pulmonaten 1053, 1057, 1079 ff.
Unioniden (Lasidium) 952
Jijima Tricladen 110
Intosh Mac Cephalodiscus 1250 ff.
Nemertinen 152
Orthonectiden 133
Syllis 202
Joliet Bryozoen 1188, 1210, 1215
Pyrosoma 1389 ff.
Rotatorien 168
Jordan Physapoden 778
Joubin Cephalopoden 1136 ff., 1156, 1160
Crania 1246 ff.
Eledone 1095
Jourdan Zoantharia 53
Jourdain Botryllus 1368, 1372
Pulmonaten 1050, 1056, 1075
Joyeux-Laffuie Onchidium 1010, 1013, 1039, 1047
Ischikawa Atyephyra 309 ff., 358, 372
Gebia 420
Julin Orthonectiden 133
Jullien Phylactolaemen 1205
Jungersen Pennatula 53
Jurine Cladoceren 309
Cyclops 386.

K.

Kaiser Echinorhynchus 163
Kaufmann A. Cytheriden 830
Kaufmann J. Tardigraden 675
Keferstein Gastropoden 989
Opisthobranchier 1033
Orthonectiden 133
Seeplanarien 131
Keferstein und Ehlers Doliolum 1306 ff., 1332
Keller Ascandra 5
Chalinula 8
Gastroblasta 26
Leucandra 5
Kennel J. v. Anneliden 231
Annelidenaugen 598
Ctenodrilus 200
Insecten 883
Nemertinen 151
Peripatus 677 ff.
Vertebraten 1462
Kerschner Hydra 28
Kinahan Eurynome 478
Kingsley Araneinen 605
Arthropoden 904, 908
Crangon 314 ff., 335, 351, 356, 359 ff., 372 ff.
Limulus 516 ff.
Kishinouye Araneïnen 568 ff., 592 ff.
Limulus 516 ff.
Klapalek Apatania 877
Kleinenberg Anneliden 175, 179 ff., 186, 228 ff., 360
Ctenophoren 96
Hydra 28
Lopadorhynchus 191 ff.

Kleinenberg Vertebraten 1462 ff.
Zoantharia 54
Klotz Limnaeus 1086
Knatz Insecten 796
Knipowitsch Clione 1001
Dendrogaster 420
Koch v. Alcyonaria 46 ff.
Köhler Balanoglossus 249 ff.
Echinorhynchus 167
Kölliker Amphioxus 1453
Botryllus 1368
Cephalopoden 1099 ff., 1121 ff., 1127 ff.
Dicyema 133
Pantopoden 655
Stomobrachium 26
Koenike Hydrachniden 644
Kollar Lernaeopodiden 431
Koken Gastropoden 1058
Koren und Danielssen Anclasma 411
Asteriden 287, 290
Opisthobranchier 1090
Korotneff Ctenoplana 115
Dolchinia 1388
Gastrodes 33
Gryllotalpa 766 ff.
Hydra 28
Lucernaria 64
Phylactolaemen 1205 ff.
Siphonophoren 45
Korschelt Araneïnen 582
Cephalopoden 1133 ff., 1152 ff.
Dinophilus 209
Dreissena 926, 931 ff., 939
Echiniden 264, 282
Insecten 840
Kossmann Anelasma 411
Bopyriden 490
Cirripedien 412 ff.
Sacculina 316
Kowalevsky A. Alcyonaria 46 ff.
Amaroecium 1361 ff., 1376
Amphioxus 1429 ff.
Appendicularien 1266
Ascidien 1267 ff., 1323
Asteriden 303
Brachiopoden 1233 ff.
Cephalopoden 1149
Chiton 909 ff.
Cöloplana 115
Cotylorhiza 67, 71
Crustaceen 378
Ctenophoren 87 ff.
Dentalium 978 ff.
Didemnum 1367 ff.
Holothurien 278
Insecten 766 ff.
Lucernaria 64
Lumbricus 186
Pelagia 75
Perophora 1366 ff., 1373
Phoronis 1178 ff.
Pyrosoma 1312 ff., 1389 ff.
Sagitta 244
Salpen 1344, 1355, 1398 ff., 1418
Spongicola 72
Kowalevsky A. Thalassema 203
Zoantharia 53 ff.
Kowalevsky und Marion Alcyonaria 46 ff.
Kowalevsky und Schulgin Androctonus 536 ff.
Kraepelin Bryozoen 1205 ff.
Insecten 797, 843
Kramer Acarinen 626
Kriechbaumer Bombus 794
Krieger Astacus 363
Kröyer Homarus 462
Hippolyte 460
Krohn Actinotrocha 1182
Autolytus 201
Botryllus 1368
Cirripedien 405 ff.
Dicyemiden 133
Doliolum 1306
Gastropteron 1047
Heteropoden 1029 ff.
Ophiuren 308
Pelagia 75
Pilidium 152
Pteropoden 1040 ff.
Salpen 1334
Künkel d'Herkulais Insecten 860 ff.
Kupffer Acipenser 1453, 1463
Ascidien 1269 ff., 1421
Chironomus 783.

L.

Laboulbène und Mégnin Acarinen 633
Lacaze-Duthiers Corallium 46
Dentalium 978 ff.
Lamellibranchier 963, 975
Laura 419
Molgula 1305
Opisthobranchier 1037
Pennatula 53
Thecidium 1233, 1235
Vermetus 992
Zoantharia 55 ff.
Landois Insecten 863
Lahille Ascidien 1286, 1288, 1293, 1297, 1367
Salpen 1335
Lang Balanus 316, 373
Cephalodiscus 1254
Crustaceen 496, 500
Ctenophoren 99 ff.
Gastroblasta 26
Gunda 131
Insecten 848
Mollusken 1023, 1167
Polycladen 101 ff., 1177
Scyphozoa 80
Tricladen 1177
Langerhans Amphioxus 1453
Appendicularien 1287, 1421
Opisthobranchier 1034
Lankester Ray Amphioxus 1429 ff.
Arachnoiden 635, 641
Arachn.-Augen 603

Lankester Ray Cephalopoden 1106 ff., 1121 ff., 1133 ff., 1150 ff.
Crustaceen 365
Gastropoden 1081
Limnaeus 998, 1009, 1049 ff.
Limulus 510 ff.
Mollusken 931, 996, 1011, 1167, 1177
Molluscoiden 1250
Opisthobranchier 1033
Paludina 1014
Pedipalpen 559
Phoronis 1178
Phyllopoden 389
Pisidium 927 ff., 967
Solpugiden 568
Lankester Ray und Bourne Scorpion 549
Lankester Ray und Willey Amphioxus 1429 ff.
Latzel Myriopoden 725, 741, 743
Laurie Buthus, Euscorpius 536 ff.
Lebedinsky Daphnia 328, 379
Eriphia 335 ff., 372 ff.
Lee Appendicularien 1269
Lehmann Amphibola 1047, 1091
Lemoine Ichneumoniden 856
Poduriden 769, 801
Lendenfeld v. Campanularien 26
Discomedusen 78
Pantopoden 669
Spongien 12
Lendl Araneïnen 578, 636
Leod Mac Acarinen 626
Araneïnen 605, 607
Limulus 532
Solpugiden 568
Phalangiden 565
Lereboullet Astacus 314, 355
Limnadia 395
Leuckart Allantonema 158
Araneïnen 607
Atractonema 157
Archigetes 129
Cecidomya 845
Cephalopoden 1111
Cestoden 125 ff.
Dicyemiden 139
Dist. hepaticum 117
Doliolum 1306
Echinorhynchus 163
Geryoniden 31
Heteropoden 1029 ff.
Hirudineen 213, 220, 223
Hydroiden 24
Lamellibranchier 966
Mastigopus 450
Nematoden 156
Pentastomum 645 ff.
Rhabdonema strongyloides 159
Salpen 1334, 1344, 1347, 1398, 1410
Siphonophoren 42 ff.
Sphaerularia 157
Trematoden 119 ff.
Trichina 159
Tunicaten Generationswechsel 1414 ff.
Leuckart und Pagenstecher Amphioxus 1249, 1440
Pilidium 143
Leydig Cladoceren 367
Crustaceen 377, 386
Cyphonautes 1195
Gammarus 315
Insecten 820, 853
Paludina 992, 1014
Phalangiden 636, 642
Unioniden 947
Spinnen 323
Lichtenstein Spathegaster 877
Linstow Distomeen 132
Gordius 162
Lockwood Limulus 517, 523
Locy Araneïnen 569 ff.
Loeb Ascidien 1360
Lohmann Acarinen 629, 633
Lohrmann Pentastomum 653
Loman Araneïnen 611
Phalangiden 565
Lorenz Microcotyle 122, 132
Lovén Acephalen 925, 945, 961
Chiton 909 ff.
Opisthobranchier 1033
Polygordius 176
Lubbock Insecten 897
Pauropus 743
Sminthurus 883
Ludwig Araneïnen 569 ff.
Asterina 266 ff., 270, 280, 289
Chirodota 278
Crinoiden 289, 297, 301 ff.
Crustaceen 311
Ophiuriden 291
Lwoff Amphioxus 1432, 1435, 1436, 1439.

M.

Maas Spongilla 11
Macalister Pentastomum 645
Mac Crady siehe Crady
Mac Intosh siehe Intosh
Maehrenthal Cephalopoden 1096
Magdeburg Placina 1
Manfredi Aplysia 995
Marchal Crustaceen 378
Marion Balanoglossus 258
Solenogastres 924.
Mark Araneïnen 593 ff., 603
Gastropoden 993
Scorpion 549
Marshall W. Poriferen 12
Reniera 9
Spongilla 16
Martens E. v. Asteriden 303
Dreissena 939
Matthew Trilobiten 511 ff.
Maurice Fragaroides 1285, 1361 ff.
Maurice und Schulgin Amaroecium 1270, 1361
Mayer P. Brachyuren 478
Eupagurus 314, 322, 335, 372
Isopoden 420, 492
Palaemonetes 461
Selachier 1463

Mayer P. Zoëa 496
Mazzarelli Aplysia 995, 1037
Mégnin Acarinen 630, 634
Echinorhynchus 167
Meinert Forficuliden 843
Meissner Gammarus 350
Gordius 160
Melnikow Donacia 804
Pediculiden 778
Ménégaux Lamellibranchier 966
Mercanti Telphusa 482
Mereschkowski Callianassa 319
Merejkowsky Spongien 15
Metcalf Salpen 1345, 1412
Metschnikoff Ascetta 7
Ascidien 1269, 1277, 1292, 1368 ff.
Balanoglossus 254
Buthus, Euscorpius 536 ff.
Chelifer 560 ff.
Cirripedien 405 ff.
Crustaceen 378
Ctenophoren 87 ff., 114
Cyclostomen 1204
Cyphonautes 1195
Echinodermen 265, 288, 291
Esperia 8
Euphausia 441 ff.
Flustrella 1197
Geryonia 29
Halisarca 9
Hydroiden 19 ff.
Insecten 777 ff.
Leucandra 5
Loligo 1109
Mitraria 182
Myriopoden 725
Myzostoma 210
Narcomedusen 32
Nausithoë 72
Nebalia 354, 440
Nemertinen 142 ff.
Ophiuren 269, 290, 307
Orthonectiden 133
Pelagia 75
Phylactolaemen 1205
Phoronis 1178 ff.
Sepiola 1095
Siphonophoren 34 ff.
Stylochopsis 110
Sycandra 2 ff.
Tricladen 110
Meuron Helix 1050
Meyer E. Anneliden 197
Dinophilus 209
Metzger Lernaeen 429
Michael Acarinen 626, 634
Mingazzini Ascidien 1360
Mitsukuri Lamellibranchier 965
Möbius Ostrea 926
Moniez Cestoden 125
Monticelli Cercaria Villoti 121
Morgan Ascidien 1267
Balanoglossus 1464
Pantopoden 654 ff.
Morin Araneïnen 571 ff.
Astacus 331 ff.
Morse Brachiopoden 1247
Terebratulina 1233 ff.
Moseley Chiton 920
Hydrocoralliae 29
Peripatus 687 ff.
Saccophyton 60
Tracheen 830
Müller Fr. Anomuren 472 ff.
Amphipoden 351, 493
Brachiopoden 1240
Brachyuren 478, 481
Caligus 429
Calotermes 882
Cirripedien 405 ff.
Crustaceen 364
Ctenophoren 87
Geryoniden 31
Lamellibranchier 956
Lepidopteren 864
Ligia 323, 351
Nauplius 386, 493
Palaemon 461
Penaeus 454 ff.
Stomatopoden 482 ff.
Tanais 351 ff.
Müller Joh. Actinotrocha 1182
Buthus 536
Ctenophoren 96
Cyphonautes 1195
Echinodermen 260, 269, 287, 306
Echinodermenlarven 276 ff.
Entoconcha 1028
Mitraria 181
Narcomedusen 32
Pilidium 142
Pteropoden 1040 ff.
Tornaria 253
Turbellarien 107, 131
Müller O. F. Nauplius 386
Müller P. E. Leptodora 348, 396 ff.
Müller W. Hypobranchialrinne 1422
Murrich Mac Actinien 57
Prosobranchier 990 ff., 1003 ff., 1011, 1025.

N.

Nalepa Phytopten 632
Nansen Myzostoma 212
Nassonow Artemia 328
Balanus 316, 329, 373
Nebeski Amphipoden 374, 420
Neuman Acarinen 633
Neumayr Echinodermen 305
Newport Myriopoden 725, 739, 742
Nitsche Bryozoen 1192 ff.
Loxosoma 1263
Nitzsch Acarinen 632
Nogine Appendicularien 1287
Noll Kochlorine 411
Nordmann v. Lernaeopodiden 431 ff.
Opisthobranchier 1033, 1038
Nusbaum J. Crustaceen 312 ff.
Hirudineen 222
Insecten 818, 836
Ligia 320 ff., 338 ff., 350, 502

Nusbaum J. Meloë 791
Mysis 320, 336 ff., 352 ff., 359 ff., 444
Oniscus 359 ff.
Nusbaum Ros. Ligia 351
Nussbaum M. Balanus 316, 330

O.

Oka Botryllus 1368 ff.
Bryozoen 1210 ff.
Osborn Gastropoden 1076
Limulus 517
Ostroumoff Bryozoen 1188 ff.
Oudemans Acarinen 626, 629, 634
Arthropoden 641, 904
Nemertinen 151
Owen Nautilus 1147
Spirula 1161
Owsjannikow Cephalopoden 1149.

P.

Pankritius Insecten 863
Packard Alpheus 461
Asellus 364 ff.
Limulus 519 ff.
Myriopoden 759
Pagenstecher Cirripedien 407 ff.
Phronima 493
Palmén Insecten 830, 836 ff., 850
Parker G. H. Decapoden 367 ff.
Scorpion 548
Patten Acilius 792 ff.
Crustaceen 370 ff.
Cymothoa 339
Lamellibranchier 958
Limulus 524
Neophylax 767 ff.
Patella 988 ff., 998, 1003, 1005 ff.
Scorpion 546 ff.
Pelseneer Apus 364
Cephalopoden 1155
Gastropoden 1068
Lamellibranchier 965, 975
Mollusken 1177
Pteropoden 1043, 1046
Pergens Microporella 1189, 1190, 1220
Pereyaslawzewa Amphipoden 315, 342, 374 ff.
Perrier Antedon 298, 302
Gastropoden 1081
Petr Spongilla 15
Pfeiffer Pulmonaten 989
Plate Dentalium 986 ff., 1082, 1175
Onchidium 1048
Rotatorien 171
Tardigraden 676
Testacellen 1053
Poli Cephalopoden 1146
Power Cephalopoden 1146
Price Ctenophoren 96
Prouho Alcyonidium 1188, 1192, 1226
Cyphonautes 1195
Dorocidaris 308
Flustrella 1194 ff., 1215
Loxosoma 1259
Pruvot Dondersia 909, 921 ff.
Opisthobranchier 1037
Purcell Araneinen 588, 597.

Q.

Quatrefages Anneliden 234
Teredo 977

R.

Rabl Gastropoden 996
Paludina 1014
Planorbis 993 ff., 1049 ff.
Unio 929 ff., 947 ff.
Rankin Unioniden 969
Rath O. vom Myriopoden 725, 737 ff.
Rathke Asellus 352
Astacus 355
Copepoden 348
Glochidium 952
Gryllotalpa 795
Hirudineen 216
Scorpion 642
Rawitz Lamellibranchier 958
Redtenbacher Insecten 882
Rees van Musca 860 ff.
Remy G. St. Arthropoden 641
Myriopoden 745
Peripatus 698
Reichenbach Astacus 314, 330 ff., 355 ff. 359 ff.
Reincke Chiton 918, 924
Reinhard Phylactolaemen 1205 ff., 1221
Porcellio 318
Repiachoff Cyphonautes 1195
Dinophilus 210
Tendra 1190 ff., 1194
Rho Opisthobranchier 1037, 1072
Richters Phyllosoma 464 ff.
Riefstahl Sepia 1141
Rietsch Gephyreen 235
Sternaspis 179
Ritter Chironomus 811, 846
Robin Dipteren 845
Hirudineen 219
Robin und Mégnin Acarinen 621
Rössler Gastropoden 1070
Rolph Amphioxus 1446
Rossijskaya Amphipoden 315, 342, 351, 375 ff.
Roule Ascidien 1269
Balanoglossus 1464
Mollusken 1177
Molluscoiden 1250
Oligochaeten 195
Phoronis 1178, 1181
Porcellio 318, 340
Rouzaud Gastropoden 1086
Rücker Gastropoden 1070
Rückert Selachier 1456, 1462
Ryder Homarus 462
Ostrea 946, 955
Pauropus 743.

S.

Sabatier Araneïnen 569
Ascidien 1269
Säfftigen Echinorhynchus 167
Salensky Amphilina 131
Anneliden 173 ff., 190 ff.
Aplididae 1267
Araneïnen 571
Branchiobdella 224
Calyptraea 1028
Distaplia 1285, 1339
Doliolum 1311
Echiurus 235
Enterostomum 110
Generationswechsel der Tunicaten 1417
Monopora 149
Nemertinen 142 ff.
Psygmobranchus 185 ff.
Pyrosoma 1284, 1312 ff., 1338, 1390 ff., 1418
Rhabdocölen 114
Rotatorien 168
Salpen 1334 ff., 1398 ff.
Sphaeronella 431
Terebella 184
Vermetus 999 ff., 1004, 1062 ff.
Sarasin P. Bythinia 1004, 1061 ff.
Sarasin P. und F. Asteriden 303
Echinodermen 306, 307
Echinothuriden 305
Helix 991 ff., 1050, 1056 ff.
Stilifer 1028
Thyca 1028
Sars G. O. Anomuren 472 ff.
Cheraphilus, Sabinaea 460
Cryptocheles, Bythocaris 461
Euphausia 441 ff.
Homarus 462
Leptodora 396 ff.
Nephrops 463
Pantopoden 673
Pontophilus 458 ff.
Thalassiniden 469 ff.
Sars M. Arachnactis 61
Aurelia 66
Bipinnaria 279
Botryllus 1368
Cyanea 71
Echinodermen 308
Gonactinia 62
Opisthobranchier 1033
Schäffer Insecten 830, 835, 836, 863
Schalfeew Gastropoden 1083
Schauinsland Bothriocephalen 123 ff.
Distomeen 115
Priapulus 241
Schiemenz Apis 832, 874
Gastropoden 1028, 1088
Lamellibranchier 974
Schierholz Unioniden 931 ff., 947 ff.
Schimkewitsch Astacus 333
Araneïnen 572, 636
Balanoglossus 258, 1464
Cephalopoden 1158
Schimkewitsch Pantopoden 673
Schiödte und Meinert Cymothoiden 489
Schmarda Rotatorien 171
Schmidt F. Musca 767 ff.
Bothriocephalus 129
Pulmonaten 1061
Succinea 1013
Unioniden 940, 947 969
Schmidt O. Ascetta 7
Cyclas 977
Dinophilus 210
Esperia 8
Limax 1092
Loxosoma 1263
Schmidtlein Cephalopoden 1096
Schneider Ant. Actinotrocha 1182
Ammocoetes 1422
Aurelia 75
Cyphonautes 1195
Phyllirhoë 1038
Polygordius 176
Sphaerularia 157
Schubärt Pentastomum 646
Schultze M. Amphioxus 1429, 1440
Anneliden 183
Opisthobranchier 1033, 1038
Schulze F. E. Hydroiden 27
Lophocalyx 15
Oscarella 6
Placiniden 7
Poriferen 12
Spongicola 72
Spongioblasten 14
Sycandra 2 ff.
Schwarze Distomeen 119
Sclater Peripatus 679 ff.
Scudder Arachniden 641
Seeliger Ascidien 1269 ff.
Bryozoen 1210 ff.
Clavellina 1366 ff.
Entoprocta 1258 ff.
Generationswechsel der Tunicaten 1414, 1416
Salpen 1347, 1398 ff., 1417
Pyrosoma 1325 ff., 1333, 1363, 1389 ff., 1417
Selenka Echiniden 264
Echinodermen 262 ff.
Holothurien 262 ff., 272
Phascolosoma 241
Polycladen 101 ff.
Purpura 990, 997
Tergipes 989
Tetilla 15
Semon Echinodermen 305
Synapta 278, 283 ff.
Semper Ampullaria 1093
Anneliden 231
Ascidien 1269, 1394
Chiton 918
Cyphonautes 1195
Flabellum 62, 64
Hirudineen 220
Lepidopteren 818, 863
Nais 1463
Oligochaeten 201

Semper Onchidium 1048
Pantopoden 669
Pulmonaten 1047, 1088
Trochosphaera 170
Vertebraten 1461
Sharp Lamellibranchier 977
Sheldon Ascidien 1288
Peripatus 679 ff.
Shipley Argiope 1233
Siebold Th. v. Aurelia 66
Mermis 157, 162
Monostomum 122, 132
Tardigraden 675
Simroth Asteriden 303
Gastropoden 1024, 1175, 1177
Pulmonaten 1086
Vaginulus 1048
Sluiter Gastrochaena 942, 957
Sphaerothylacus 402
Smith Sidney J. Anomuren 472 ff.
Homarus 462
Smitt Alcyonidium 1188, 1226
Sograff Myriopoden 725 ff.
Sollas Poriferen 12
Sommer Poduriden 769
Souleyet Pteropoden 1046
Spencer Megascolex 908
Spengel Amphioxus 1429, 1446 ff.
Balanoglossus 249 ff., 1464
Bonellia 203 ff.
Cephalodiscus 1250 ff.
Mollusken 1021, 1063, 1177
Orthonectiden 140
Stecker Chthonius 560
Myriopoden 728
Steenstrup Brachiopoden 1247
Cephalopoden 1095, 1144
Steiner Cephalopoden 1155
Steinmann Cephalopoden 1146
Steinmann und Döderlein Palaeostraken 509
Stepanoff Ancylus 1093
Cyclas 926, 977
Stiles Pentastomum 647 ff.
Strauss-Dürkheim Limulus 510 ff.
Strubell Heterodera 158
Stuart Opisthobranchier 1093
Studer Gorgoniden 49
Oculinacea 63
Stuhlmann Insecten 323
Sturany Araneïnen 609
Coxaldrüsen-Arachn. 558
Suess Stringocephalen 1234
Swammerdam Insecten 860.

T.

Tessin Rotatorien 168
Thiele Chiton 918, 924
Lamellibranchier 944, 971
Mollusken 1167, 1170, 1177
Thomas Dist. hepaticum 117
Thompson Gecarcinus 481
Thomson Antedon 276, 299
Thorell und Lindström Palaeophonus nuntius 640, 641
Tichomiroff Bombyx 764, 792
Tubularia 27
Todaro Generationswechsel der Tunicaten 1416
Salpen 1334 ff., 1398 ff.
Tömösvary Myriopoden 698, 760
Tönniges Paludina 1015 ff.
Topsent Spongien 15
Traustedt Salpen 1334
Trinchese Opisthobranchier 1033
Tullberg Lamellibranchier 956.

U.

Uljanin Amphipoden 315 ff., 351
Doliolum 1306 ff., 1378 ff.
Generationswechsel 1414
Poduriden 764, 768
Urbanovicz Copepoden 324 ff., 351, 360
Ussow Cephalopoden 1098 ff., 1105 ff., 1136 ff., 1152 ff.
Polypodium 26.

V.

Valle della Ascidien 1360, 1367 ff.
Gammarus 309 ff.
La Valette St. George Gammarus 311 ff.
Vasseur Leucosolenia 15
Vejdovsky Branchiobdella 224
Gordius 161, 162
Lernaeopodiden 431 ff.
Rhynchelmis 186
Sternaspis 180
Verill Epiactis 62
Verworn Bryozoen 1214 ff.
Viallanes Insecten 860 ff.
Mantis 791, 792, 820
Vialleton Cephalopoden 1098 ff., 1127 ff., 1152 ff.
Vigelius Bryozoen 1189 ff.
Viguier Anneliden 172, 185, 235
Villot Cercaria setifera 121
Taenien 123
Gordius 160
Voeltzkow Entovalva 926, 942, 961
Musca 792, 811 ff.
Voigt Branchiobdella 224
Entocolax 1028
Vogt Arachnactis 61
Cnidaria 81
Gasteropteron 1047, 1093
Opisthobranchier 1033
Salpen 1398
Voltz Cephalopoden 1141.

W.

Wagener Actinotrocha 1182
Amphilina 131
Cestoden 127
Dicyema 133
Distomeen 119
Gyrodactylus 123
Wagner F. v. Myzostoma 235
Wagner Jul. Mysis 337

Walcott Trilobiten 510 ff.
Walz Bopyriden 490
Warneck Gastropoden 993
Watase Augen Arthropod. 643, 896
Cephalopoden 1097 ff., 1107 ff., 1138
Limulus 520 ff.
Weismann Cladoceren 311 ff.
Dipteren 783 ff., 860 ff.
Hydroiden 22, 23, 25
Rhodites 764
Weismann und Ischikawa Cladoceren 315 ff.
Ostracoden 315
Rotatorien 168
Weissenborn Arachnoiden 637
Weldon Dinophilus 210
Palaemon 378
Weltner Dreissena 931
Spongilla 15
Westwood Gecarcinus 481
Wheeler Blatta 766 ff.
Cicada 796
Doryphora 787 ff.
Xiphidium 791, 820
Zaitha 796
Whitman Clepsine 213 ff.
Dicyemiden 133
Wielowiejski Insecten 840, 875
Wierzejski Spongilla 16
Wijhe van Amphioxus 1429, 1440, 1450, 1460
Selachier 1462
Will Aphiden 767 ff.
Willemoes-Suhm Amphion 461
Birgus 474
Cirripedien 402 ff.
Limulus 516 ff.
Willemoes-Suhm Penaeiden 454 ff.
Sergestiden 445 ff.
Willey Ascidien 1280, 1288, 1293, 1294, 1302
Amphioxus 1429 ff.
Wilson E. B. Amphioxus 1431 ff.
Anneliden 235
Lumbricus 188
Oligochaeten 339
Phoronis 1182
Pilidium 143
Renilla 46 ff.
Wilson H. V. Manicinia 54 ff.
Wilson J. Mytilus 925
Winkler Acarinen 627, 632, 634, 636
Witlaczil Aphiden 781, 803, 836
Insecten 1139
Wolfson Limnaeus 998, 1003 ff., 1049 ff.

Z.

Zacharias Rotatorien 168
Zaddach Apus 364, 390
Phyllopoden 348
Zelinka Gastrotrichen 170
Rotatorien 171
Zeller Leucochloridium 120
Polystomeen 122
Zenker Cypris 398
Zeppelin Anneliden 200
Zernoff Cephalopoden 1148
Ziegler Cyclas 926 ff.
Gasterostomum 121
Zittel Belosepia 1143
Brachiopoden 1234
Gigantostraken 533.

INHALTSVERZEICHNISS.

Seite

Einleitung V
Typen der Furchung und Gastrulation VII
Mesodermbildung XI
Leibeshöhle XII

I. Capitel. Poriferen. Bearbeitet von K. Heider 1
I. Amphiblastula-Typus 2
II. Cöloblastula-Typus 6
III. Parenchymula-Typus 7
Entwicklung von Spongilla 9
Allgemeines über die Entwicklung und systematische Stellung der Poriferen 11
Ableitung der verschiedenen Formen des Kanalsystems 13
Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Spongien 15
Entwicklung der Gemmula 16
Litteratur 17

II. Capitel. Cnidarier. Bearbeitet von K. Heider 19
Systematik 19

I. Hydrozoa 19
1. Hydroidea 19
Entwicklung der metagenetischen Medusen 19
Knospung der Hydroidpolypen 22
Entwicklung der Meduse 22
Vergleich von Polyp und Meduse 24
Knospung und Theilung an Medusen 26
Frustelbildung 26
Entwicklung von Polypen mit sessilen Gonophoren 27
Entwicklung der hypogenetischen Medusen 29
Entwicklungscyclus der Cuninen 32
2. Siphonophora 34
Systematik 34
a) Physophoridae 34
Disconulalarve der Vellelidae 37
Gesetze der Knospung der Siphonophorenstöcke 39
b) Calycophoridae 40
Allgemeines über die Ableitung der Siphonophoren 43

II. Anthozoa 45
a) Alcyonaria 45
Furchung und Entwicklung der Planula 46
Festsetzung und Ausbildung des Polypen 47
Knospung 50
b) Zoantharia 53
Furchung und Entwicklung der Planula 54
Entwicklung der Septen 55
Ausbildung des Kalkskeletes 61
Theilung und Knospung 62

III. Scyphomedusae 64
a) Lucernaridae 64
b) Charybdaeidae 65

Seite

c) Discophora 65
Generationswechsel der Discophora 65
Entwicklung des Scyphistoma 66
Strobilation 72
Hypogenetische Entwicklung von Pelagia 75
Metamorphose der Ephyra 76
Allgemeines über die Scyphomedusen 78
Allgemeines über die Cnidaria 80
Litteratur 82

III. Capitel. Ctenophoren. Bearbeitet von K. Heider 86
Tectonik 86
Embryonalentwicklung 87
Furchung 88
Epibolie 91
Ausbildung des Gastrovascularsystems 92
Entwicklung des Mesoderms 95
Metamorphose 96
Heterogonie 98
Allgemeines 99
Litteratur 102

IV. Capitel. Plathelminthen. Bearbeitet von E. Korschelt 103

I. Turbellarien 103
Systemat. Uebersicht. — Verschiedene Formen der Entwicklung . . 103
1. Polycladen. A. Directe Entwicklung 103
Eiablage, Furchung, Keimblätterbildung 104
Aeussere und innere Ausbildung des Körpers 106
B. Indirecte Entwicklung 107
Müller'sche Larve. — Uebergang in das ausgebildete Thier . . . 108
Abweichende Larvenformen (Oligocladus, Stylochus pilidium) . . . 109
2. Tricladen. Eiablage, Dotterzellen, Furchung 110
Bildung des Embryos und seiner Organe 111
3. Rhabdocölen 113
4. Allgemeines. Beziehung der Turbellarien zu den Ctenophoren (Ctenoplana und Coeloplana) 114

II. Trematoden. Zusammensetzung der Eier aus Ei- und Dotterzellen . 115
1. Distomeen 115
Embryonalentwicklung (Furchung, Embryonalhüllen, Embryo) . . . 116
Weiterer Entwicklungsgang. — Dist. hepaticum 117
Sporocyste, Redie, Cercarie 118
Differenzen im Entwicklungsgang verschiedener Distomeen 120
Cercaria setifera, Bucephalus, Leucochloridium etc. 121
2. Polystomeen 122
Diplozoon, Gyrodactilus u. a. 123

III. Cestoden 123
Beschaffenheit der Eier, Uebereinstimmung mit Trematoden . . . 123
Die Embryonalentwicklung der Bothriocephalen 124
Die Embryonalentwicklung der Taenien 125
Die weitere Entwicklung, Uebertragung der Eier, Cysticercus . . . 126
Bildung des Scolex, Uebertragung der Finne, Ausbildung des Bandwurms 128
Allgemeines. Deutung der Entwicklung (Archigetes, Caryophillaeus, Amphiptyches u. a.) 129
Taenia coenurus und Echinococcus, Beziehung zu den Trematoden (Amphilina) und Turbellarien 130
Litteratur 131

V. Capitel. Orthonectiden und Dicyemiden. Bearbeitet von E. Korschelt. 133

I. Orthonectiden, Systemat. Uebersicht, Vorkommen, Körperform . . . 133
Organisation, Eier, Entwicklung der Männchen 134
Entwicklung der Weibchen 135
II. Dicyemiden, Systematik, Vorkommen, Organisation 135
Entwicklung der wurmförmigen Embryonen 136
Bau und Entwicklung der infusorienförmigen Embryonen 137

Seite

Allgemeines. Auffassung der Orthonectiden etc. 139
Litteratur 140

VI. Capitel. Nemertinen. Bearbeitet von E. Korschelt 141
Eiablage, verschiedene Entwicklungsformen 141
1. Entwicklung durch die Pilidiumlarve 141
Blastula, Gastrula, Pilidium 142
Entstehung des Wurms im Pilidium 144
2. Entwicklung nach dem Desor'schen Typus 146
3. Directe Entwicklung 148
Allgemeines, Auffassung der verschiedenen Entwicklungsformen.
Beziehungen der Larven und ausgebildeten Thiere zu anderen Gruppen 150
Litteratur 152

VII. Capitel. Nemathelminthen. Bearbeitet von E. Korschelt 153
I. Nematoden. Embryonalentwicklung 153
Furchung, Keimblätterbildung 153
Ausbildung des Embryos 155
Die postembryonale Entwicklung, Trichocephalus, Heterakis . . . 156
Dochmius, Mermis, Sphaerularia, Atractonema 157
Heterodera, Allantonema, Rhabditis nigrovenosa 158
Rhabdonema, Cucullanus, Dracunculus, Spiroptera, Trichina . . . 159
II. Gordiiden, Die Embryonal- und spätere Entwicklung 160
Allgemeines, Gordiiden, Nematoden und Acanthocephalen . . 161
Litteratur 162

VIII. Capitel. Acanthocephalen. Bearbeitet von E. Korschelt 163
Furchung, Embryonalhaut 163
Embryo und Larve, deren Wanderung und weitere Entwicklung . 164
Litteratur 167

IX. Capitel. Rotatorien. Bearbeitet von E. Korschelt 168
Fortpflanzung durch Sommer-, Winter- und männliche Eier, Furchung 168
Keimblätterbildung und weitere Entwicklung 169
Allgemeines. Trochosphaera aequatorialis, Vergleich mit der Trochophoralarve der Anneliden etc. 170
Beziehungen zu Arthropoden (?) Litteratur 171

X. Capitel. Anneliden. Bearbeitet von E. Korschelt 172
I. Chaetopoden und Archianneliden 172
1. Entwicklung durch freischwärmende Larven (Polychaeten und Archianneliden). Eiablage, Brutpflege 172
Embryonalentwicklung (Furchung, Blastula) 173
Bildung der Keimblätter, Mesoderm 174
Trochophoralarve 175
Umwandlung der Larve in den Wurm 176
Die verschiedenen Larvenformen (Atroche, Monotroche, Telotroche etc.) nebst Bemerkungen über ihre Metamorphose 178
Unterdrückung der Larvenformen durch Brutpflege 185
2. Entwicklung ohne freischwärmende Larven (Oligochaeten) 185
Eiablage (Cocons), Furchung und Keimblätterbildung (Mesodermstreifen) 186
Die Embryonen im Larvenzustand (Kopfniere), Ausbildung des Wurms 188
Ursegmente, Mesodermbildung 189
3. Die Bildung der Organe. Ectodermale Bildungen 190
Epidermis, Borstensäcke, Nervensystem und Sinnesorgane 190
Mesodermale Bildungen, Leibeshöhle, Muskulatur, Blutgefässe . . 192
Kopfniere und Segmentalorgane 195
Genitalorgane 197
Entodermale Bildungen. Darmkanal 198
4. Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Regeneration, Theilung (Lumbriculus, Ctenodrilus) 200
„Knospung" der Naiden, Autolytus, Syllideen, Nereis 201
Stockbildung von Syllis ramosa 202
II. Echiuriden 203
1. Eiablage, Furchung und Keimblätterbildung 203
2. Larvenform und Metamorphose von Echiurus und Thalassema . . 204

Seite
3. Larvenform und Metamorphose von Bonellia 207
Entwicklung der Bonelliamännchen. Allgemeines 208
III. **Dinophilus**, Aehnlichkeit mit polytrochen Annelidenlarven, Geschlechtsdimorphismus, Eiablage, Entwicklung 209
IV. **Myzostoma**, Embryonalentwicklung und Larvenform 210
Uebereinstimmung mit Annelidenlarven, Metamorphose 211
V. **Hirudineen**, Eiablage (Cocons) 212
1. Furchung, Keimblätterbildung und Anlage der äusseren Körperform (Rhynchobdelliden) 213
Bildung eines Keimstreifens 215
Ausbildung des Embryos 216
Gnathobdelliden. Furchung, Keimstreifen 217
2. Die Larven der Gnathobdelliden (Wimperung und Urnieren) 218
3. Die weitere Ausbildung des Körpers. Anlage von Kopf und Rumpf 220
4. Die Bildung der Organe 221
Allgemeines über Entwicklung und Auffassung der Hirudineen . . 224
VI. **Branchiobdella**. Systemat. Stellung. Eiablage 224
Furchung, Keimblätterbildung etc. 225
Allgemeines über die Anneliden. Larvenformen (Trochophora) . 227
Trochosphaera, Pilidium u. a. Larven, Abstammung 228
Kopf und Rumpf, Segmentirung 231
Litteratur 233

XI. Capitel. Sipunculiden. Bearbeitet von E. Korschelt 237
1. Die Entwicklung von Sipunculus (Blastula, Keimblattbildung) 237
Ausbildung des Embryos 238
Die Larve von Sipunculus 240
Die Umwandlung in das ausgebildete Thier 241
2. Die Entwicklung von Phascolosoma 241
Allgemeines. Sipunculiden und Echiuriden als Gephyreen 242
Beziehungen zu den Anneliden. Litteratur 243

XII. Capitel. Chaetognathen. Bearbeitet von K. Heider 244
Systemat. Stellung, Eiablage, Furchung, Keimblätterbildung . . . 244
Die weitere Entwicklung. Allgemeines 246
Beziehung zu Anneliden, Mangel der Larve, Cölomsäcke, Litteratur 247

XIII. Capitel. Enteropneusten. Bearbeitet von E. Korschelt 248
Anatomie 248
Entwicklung ohne Tornarialarve. Furchung, Keimblätterbildung. . 252
Ausbildung des Embryos. Larve 253
Entwicklung durch die Tornaria 253
Weitere Entwicklungsvorgänge beider Typen. Cölomsäcke. . . . 255
Kiemen, Genitalorgane, Nervensystem u. a. 256
Allgemeines. Beziehung zu Echinodermen 257
Segmentirung, Beziehung zu Chordaten, Litteratur 258

XIV. Capitel. Echinodermen. Bearbeitet von E. Korschelt 259
1. Die Bildung der prim. Keimblätter und des Mesenchyms, Mund und After 259
Holothurien 259
Echiniden 263
Asteriden 266
Ophiuriden, Crinoiden 267
2. Die Entstehung des Enterocöls und Hydrocöls 268
Asteriden 268
Ophiuriden 269
Asteriden 270
Echiniden, Holothurien 271
Crinoiden 272
Abweichende Angaben über die Bildung des Entero-Hydrocöls . . 274
Ophiuriden, Echiniden (2 Paar Enterocölien, innere Segmentirung) . 275
3. Die Ausbildung der typischen Larvenformen. Einfache Grundform 276
Crinoiden 276
Holothurien, Auricularia und directe Entwicklung 277

Seite
Asteriden, Bipinnaria, Brachiolaria 278
Abweichende Larvenformen der Asteriden 280
Ophiuriden. Pluteus, directe Entwicklung 280
Echiniden. Pluteus, directe Entwicklung 281
4. Die Umwandlung der Larve in das Echinoderm 283
Holothurien 283
Asteriden 287
Ophiuriden 290
Echiniden 291
Crinoiden 294
Regeneration und Theilung 303
Allgemeines. Gemeinsame Züge der Entwicklung 303
Radiärer Bau der ausgebildeten Formen, Herleitung derselben . 305
Beziehungen zu andern Abtheilungen (Werth der Larvenformen) 306
Ambulacralsystem. Litteratur 307
XV. Capitel. Crustaceen. Bearbeitet von K. Heider. 309
Systematik 309
I. Embryonalentwicklung der Crustaceen 309
1. Eiablage, Brutpflege 309
2. Furchung und Blastodermbildung 310
Dotterhaut 311
Furchungstypen der Crustaceen 312
Blastodermhaut, Larvenhäute 322
Paracopulation 323
3. Keimblätterbildung 323
Keimblätterbildung der Copepoden 323
Keimblätterbildung der Phyllopoden 326
Keimblätterbildung der Cirripedien 329
Keimblätterbildung der Decapoden 330
Keimblätterbildung der Schizopoden 336
Keimblätterbildung der Arthrostraken und Cumaceen 338
Allgemeines über die Keimblätterbildung der Crustaceen . . . 343
Typen der Entwicklung des Mitteldarms 344
Mesodermbildung 346
4. Entwicklung der äusseren Körperform 347
Entwicklung der Körperform bei Entomostraken 347
Entwicklung der Körperform bei Arthrostraken und Cumaceen. 349
Dorsalorgan 350
Entwicklung der Körperform bei Leptostraken, Schizopoden und Decapoden 352
5. Organbildung 359
Äussere Haut 359
Endoskelet 359
Nervensystem 360
Entwicklung des Gehirns 362
Primäre Segmentirung des Kopfabschnittes der Crustaceen . . 364
Sinnesorgane 367
Entwicklung des zusammengesetzten Auges 367
Entwicklung des Gehörorgans 371
Kiemen 371
Darmkanal 372
Bildung des Darmkanals bei Entomostraken 373
Bildung des Darmkanals bei Decapoden 373
Bildung des Darmkanals bei Arthrostraken 374
Herz 375
Drüsen (Antennendrüse, Schalendrüse) 377
Genitalorgane 378
Litteratur der Embryonalentwicklung der Crustaceen 380
II. Metamorphose der Crustaceen. 384
1. Das Naupliusstadium 384
Primäre Segmentirung des Nauplius 385
Metanauplius 385

Seite
Phylogenetische Bedeutung des Nauplius 386
Weitere Entwicklung des Naupliusstadiums 387
2. Grundform der Crustaceen-Gliedmassen 387
Deutung der Phyllopoden-Gliedmassen 389
3. Metamorphose der Phyllopoden 389
A. Branchiopoda 389
Metamorphose von Apus 390
Metamorphose von Branchipus 392
Metamorphose der Estheridae 394
Allgemeines über die Branchiopoden 395
B. Cladoceren 396
4. Metamorphose der Ostracoden 397
Cypridae 397
Cytheridae, Cypridinidae, Halocypridae 401
5. Metamorphose der Cirripedien 401
A. Thoracica 402
Naupliusform 402
Metanauplius 405
Freischwimmendes Cyprisstadium 405
Festsetzung und Umwandlung des Cyprisstadiums 407
Entwicklung der definitiven Cirripedienschale 410
Metamorphose der Balaniden 410
B. Abdominalia 411
C. Rhizocephala 412
Nauplius von Sacculina 412
Cyprisstadium von Sacculina 413
Kentrogones Stadium 414
Sacculina interna 415
Sacculina externa 418
D. Ascothoracida 419
E. Zur morphologischen Zurückführung der „complemental males“. 420
6. Metamorphose der Copepoden 422
Allgemeines über die Copepoden 422
A. Gnathostomata 423
Charaktere der Naupliusstadien 423
Metanauplius 424
Cyclopsstadien 425
B. Parasita 427
Allgemeines über die parasitischen Copepoden 427
Chondracanthiden 428
Philichthyden 429
Dichelestiinen 429
Caligiden (Chalimusstadien) 429
Lernaeen 429
Lernaeopodiden 431
C. Branchiura 434
7. Allgemeines über die Körpergliederung und Metamorphose der Malacostraken 435
Körpergliederung der Malacostraken 435
Grundform der Malacostraken-Gliedmassen 436
Allgemeines über die Metamorphose der Malacostraken . . . 436
Das Naupliusstadium 437
Das Metanaupliusstadium 438
Das Protozoëastadium 438
Das Zoëastadium 438
Das Mysis- und Metazoëastadium 439
Endstadien der Metamorphose (Mastigopus, Megalopa) . . . 439
Abkürzung der Metamorphose 440
Metamorphose der Schizopoden und Stomatopoden 440
8. Metamorphose der Leptostraken 440
9. Metamorphose der Schizopoden 441
Nauplius und Metanauplius der Euphausiidae 441
Calyptopisstadien der Euphausiidae 442

Seite
Furcilia- und Cyrtopiastadien der Euphausiidae 444
Entwicklung der Mysideen und Lophogastriden 444
10. Metamorphose der Decapoden 445
A. Sergestiden 445
Metanaupliusstadium von Lucifer 445
Protozoëa und Zoëa von Lucifer 447
Mysis- und Mastigopusform von Lucifer 449
Metamorphose von Sergestes 450
Elaphocaris (Zoëa von Sergestes) 452
Acanthosoma (Mysisstadium von Sergestes) 452
Metamorphose anderer Sergestiden 453
B. Penaeiden 454
Metamorphose von Penaeus 454
Cerataspis 457
Metamorphose von Stenopus 458
C. Carididen 458
Abgekürzte Entwicklung einiger Carididen 460
Amphion 461
D. Astacidae 462
Homarus 462
Nephrops 463
Astacus und Cambarus 464
E. Loricaten 464
Embryonen von Scyllarus 464
Bau der Phyllosoma 467
Metamorphose der Phyllosomen 467
F. Thalassinidae 469
Metamorphose von Gebia 470
Larve von Calliaxis (Trachelifer) 471
G. Anomuren 471
Zoëa und Metazoëa der Anomuren 472
Porcellanalarve (Lonchophorus) 474
Larven der Hippidae 475
H. Brachyuren 476
Zoëa der Brachyuren 476
Metazoëa-Stadium 479
Megalopa 480
Abgekürzte Entwicklung einiger Brachyuren 481
11. Metamorphose der Stomatopoden 482
Erichthoidinastadien 482
Erichthusstadium 484
Alimaform 486
Zurückführung der Stomatopodenlarven auf bestimmte Gattungen 487
12. Metamorphose der Cumaceen 487
13. Metamorphose der Anisopoden 488
14. Metamorphose der Isopoden 488
Larven der Anceiden 489
Larven der Bopyriden 490
Larven der Entonisciden 491
15. Metamorphose der Amphipoden 493
16. Allgemeines über die Crustaceen-Entwicklung . . . 493
Phylogenetische Bedeutung der Zoëaform 494
Phylogenetische Bedeutung des Naupliusstadiums 496
Hypothetische Ableitung der Crustaceen von Anneliden . . . 497
Beziehungen der Protostraken zu den Palaeostraken, Pantopoden und Peripatus 498
Charakteristik der Urphyllopoden 499
Verwandtschaftliche Beziehungen der Entomostraken 500
Verwandtschaftliche Beziehungen der Malacostraken 501
Bedeutung von Nebalia 501
Litteratur der Metamorphose der Crustaceen 502
XVI. Capitel. Palaeostraken. Bearbeitet von K. Heider. 509
Allgemeines über die Palaeostraken 509

Seite

I. Metamorphose der Trilobiten 511

II. Entwicklung der Xiphosuren 516
Furchung und Keimblätterbildung von Limulus 516
Ausbildung der äusseren Körperform 518
Trilobitenstadium von Limulus 522
Bildung der Organe bei Limulus 523
Nervensystem und Sinnesorgane 523
Darmkanal 527
Bildungen des Mesoderms 528
Respirationsorgane 529
Allgemeines über die Palaeostraken 530
Beziehungen derselben zu den Arachniden 530
Litteratur der Palaeostraken 534

XVII. Capitel. Arachnoiden. Bearbeitet von E. Korschelt 536

I. Scorpione. Beschaffenheit und Entwickelungsbedingungen der Eier . . 536
1. Furchung und Keimblätterbildung 536
2. Entstehung der Embryonalhüllen und Ausbildung der äusseren Körperform 539
Trilobitenstadium junger Embryonen 541
Abdominalextremitäten 542
3. Bildung der Organe 545
A. Nervensystem und Augen 545
B. Lungen. C. Darmkanal 552
Die mesodermalen Bildungen, Mesodermstreifen und Ursegmente 554
D. Blutgefässsystem und Leibeshöhle 556
E. Coxaldrüsen (Nephridien) 557
F. Genitalorgane 558

II. Pedipalpen. 559

III. Pseudoscorpione 559
Embryonalentwicklung 560
Larve am mütterlichen Körper 562
Allgemeines über Entwicklnng und Organisation 563

IV. Phalangiden 564

V. Solpugiden 566

VI. Araneïnen. Ablage und Beschaffenheit der Eier 568
1. Furchung und Keimblätterbildung 569
2. Ausbildung der äusseren Körperform 576
Reiche Gliederung des Abdomens. Rudimentäre Extremitäten . 580
Umrollung des Embryos, ventraler Dottersack 583
Genitalsegment, Lungen, Spinnwarzen, Cuticularhülle 587
3. Bildung der Organe. Das Nervensystem 588
Die Augen 592
Zur Auffassung der Arachnidenaugen 597
Respirationsorgane (Lungen und Tracheen) 604
Die Spinndrüsen und die Giftdrüse 608
Der Darmkanal und seine Anhangsgebilde 608
Die Malpighi'schen Gefässe 611
Die mesodermalen Bildungen. (Mesodermstreifen und Ursegmente) 612
Blutgefässsystem und Leibeshöhle 615
Coxaldrüsen (Vergleich mit Nephridien) 619
Genitalorgane 620

VII. Acarinen. Eiablage 620
1. Embryonalentwicklung 621
2. Die Bildung der Larvenhäute und der weitere Entwicklungsgang . 623
Sechsbeinige Larve in der Cuticularhülle (Deutovum) 624
Verschiedene Formen freier Larven 625
Die Nymphe verschiedener Formen 628
Der Uebergang der Nymphe in das ausgebildete Thier . . . 630
Zusammenfassung. Abweichungen vom gewöhnlichen Entwicklungsgang 631
Allgemeines. Auffassung der Milben 634

VIII. Allgemeines über die Arachnoiden 635

Seite
Übereinstimmung im Bau mit Limulus. Kopf-Extremitäten . . 636
Cephalothorax, Abdomen 637
Abdominalextremitäten, Kiemen des Limulus und Lungen der Arachniden 638
Augen, Endoskelet, Coxaldrüsen u. a. 639
Litteratur 641

XVIII. Capitel. Pentastomiden. Bearbeitet von E. Korschelt 645
1. Die Embryonalentwicklung 645
2. Der weitere Entwicklungsgang. Uebertragung der Eier. Larvenform 646
Die encystirten Larven 648
Die letzte Larvenform. Uebertragung in den Endwirth . . . 651
Allgemeines. Litteratur 652

XIX. Capitel. Pantopoden. Bearbeitet von E. Korschelt 654
Eiablage und Brutpflege 654
Furchung und Keimblätterbildung (Pallene, Tanystylum, Phoxichilidium) 654
Die weitere Ausbildung des Embryos 659
Die Larven 662
Die Umwandlung in das ausgebildete Thier 666
Der Entwicklungsgang von Phoxichilidium 668
Allgemeines. Verwandtschaftsbeziehungen. Auffassung der Larve 670
Litteratur 674

XX. Capitel. Tardigraden. Bearbeitet von E. Korschelt 675

XXI. Capitel. Onychophoren (Peripatus). Bearbeitet von E. Korschelt 677
Beschaffenheit und Entwicklungsbedingungen der Eier . . . 677
1. Furchung und Keimblätterbildung 678
Peripatus novaezealandiae 679
P. capensis 681
Die amerikanischen Arten, Placentarbildung 682
2. Die Ausbildung der äusseren Körperform (Keimstreifen) . 687
Die Verbindung des Embryos mit der Mutter bei P. edwardsii 690
Die weitere Ausbildung des Körpers (Kopf und Rumpf, Extremitäten 691
Auffassung der Kopfanhänge 696
3. Die Bildung der Organe. Körperdecke 698
Nervensystem und Sinnesorgane 698
Schleim- und Cruraldrüsen 704
Darmkanal (Vorder- und Enddarm, Mitteldarm) 705
Die mesodermalen Bildungen (Mesodermstreifen, Ursegmente) . 707
Leibeshöhle und Blutgefässsystem (Pericardium, Herz) 710
Muskulatur 712
Nephridien (Vergleich mit Crustaceen) 713
Speicheldrüsen (Zurückführung auf Nephridien) 714
Analdrüsen (Zurückführung auf Nephridien) 715
Genitalorgane (Cölom, Nephridien) 716
Abweichende Darstellung über die Entstehung der mesodermalen Gebilde. 717
Allgemeines. Beziehungen zu Arthropoden und Anneliden . . 720
Litteratur 723

XXII. Capitel. Myriopoden. Bearbeitet von E. Korschelt 724
Systematik, Ablage und Beschaffenheit der Eier 724
1. Furchung und Keimblätterbildung 725
2. Die Ausbildung der äusseren Körpergestalt. 729
A. Chilopoden, Keimstreifen 729
Einknickung des Keimstreifens 731
B. Diplopoden. Erste Anlage des Embryos, Einknickung . . 734
Die weitere Ausbildung des Embryos 736
Auffassung der Mundwerkzeuge der Myriopoden 737
Die cuticulare Embryonalhaut 739
Die postembryonale Entwicklung 741
C. Symphylen und Pauropoden 743

Seite

3. Die Bildung der Organe. Das Nervensystem 744
Die Augen 745
Tracheen, Wehrdrüsen, Darmkanal 747
Die mesodermalen Bildungen, Mesodermstreifen, Ursegmente . 750
Leibeshöhle, Blutgefässsystem, Fettkörper, Muskulatur . . . 751
Speicheldrüsen (Nephridien?) 754
Genitalorgane, Beziehung zu den Ursegmenten 755
Allgemeines. Beziehungen zu Peripatus und den Insecten . . . 756
Litteratur 759

XXIII. Capitel. Insecten. Bearbeitet von K. Heider 761

Systematik 761

I. Embryonalentwicklung der Insecten 761

1. Eiablage und Bau des reifen Eies 761
2. Furchung und Blastodermbildung 764
Dotterzellen oder Vitellophagen 767
3. Bildung der Embryonalanlage und der Embryonalhäute 767
Ueber den Keimstreif und die Keimhüllen im Allgemeinen . . 767
Unterscheidung des superficiellen und des immersen Keimstreifs 772
Unterscheidung des invaginirten und des überwachsenen Keimstreifs 774
Insecten mit invaginirtem Keimstreif 775
Libelluliden 775
Rhynchoten, Mallophagen, Physapoden 778
Oecanthus 781
Insecten mit überwachsenem Keimstreif 781
Orthopteren 781
Dipteren 782
Trichopteren und Lepidopteren 783
Hymenopteren 784
Uebergangsformen zwischen den beiden Typen der Keimstreifentwicklung (Coleopteren) 786
Allgemeines über die Keimstreif- und Keimhüllenentwicklung . 787
4. Ausbildung der äusseren Körperform 788
Segmentirung 788
Vorderdarm und Enddarm, Oberlippe 792
Entwicklung der Extremitäten 793
Abdominalextremitäten 794
Nervensystem und Tracheeneinstülpungen 799
Uebergang zur definitiven Körperform 800
5. Rückenabschluss und Involution der Embryonalhäute 800
Involution unter Ausbildung eines continuirlichen, dorsalen Amnion-Serosasackes 801
Rückenorgan 802
Involution unter ausschliesslicher dorsaler Zurückziehung des Amnions 804
Involution unter ausschliesslicher dorsaler Zurückziehung der Serosa und Amputation des Amnions 805
Involution unter Amputation beider Embryonalhüllen 805
Allgemeines über die Involution der Embryonalhäute 806
6. Keimblätterbildung 806
Typen des Einstülpungsprocesses 808
Keimblätterbildung der Hymenopteren 812
Bedeutung der Dotterzellen und secundäre Dotterfurchung . . 813
7. Weitere Entwicklung des Mesoderms, Ausbildung der Leibeshöhle 814
8. Organbildung 818
Äussere Haut 818
Endoskelet 818
Nervensystem 819
Gehirnsegmentirung bei den Insecten 822
Sinnesorgane 826
Entwicklung der Ocellen 826
Entwicklung der zusammengesetzten Seitenaugen 828
Tracheensystem 829
Darmkanal und Drüsen des Darmes 831
Malpighi'sche Gefässe 833

Seite

Rückengefäss 833
Blut, Muskulatur, Fettkörper 835
Genitalorgane 836
Genitalausführungsgänge 842
Aeussere Geschlechtsanhänge 843
Polzellen der Dipteren 845

II. Metamorphose der Insecten 847

1. Ueber die Larvenformen im Allgemeinen 847
A. Homomorpha 848
B. Heteromorpha 851
Bedeutung der Larvenformen der Insecten 858
2. Entwicklung des Imagozustandes 859
A. Entwicklung der äusseren Körperform 861
Entwicklung des Flügels 863
B. Entwicklung der inneren Organe des Imagostadiums . . . 869
Hypodermis 869
Muskulatur 871
Darmkanal 872
Tracheensystem 875
Nervensystem 875
Fettkörper 875
Definitives Schicksal der Leucocyten 876
Allgemeines über die Entwicklung der Imago in der Puppe . 876

III. Parthenogenese, Pädogenese, Heterogonie 877

IV. Allgemeines über die Insecten 879
Phylogenie des Insectenflügels 882
Ableitung der zusammengesetzten Augen 883
Litteratur 884

XXIV. Capitel. Allgemeines über die Arthropoden 891

Dotterreiche Eier, superficielle Furchung 891
Keimblätterbildung 892
Anlage und Weiterbildung der Organe. Nervensystem 893
Einfache und zusammengesetzte Augen, deren Beziehungen zu einander 894
Respirationsorgane. Kiemen, Lungen, Tracheen 899
Darmkanal. Vorder-, End- und Mitteldarm 900
Ausbildung des Mesoderms. Pericardium, Herz, Leibeshöhle . . 901
Aeussere Körperform. Keimstreifen 902
Embryonalhüllen, Metamorphose 903
Auffassung und Verwandtschaft der Arthropoden 904
Beziehung der Körperanhänge in den verschiedenen Gruppen . 906
Verschiebung der Segmente, Reduction des Körpers. Litteratur . 907

XXV. Capitel. Amphineuren. Bearbeitet von E. Korschelt 909

Systematik. Auffassung der Amphineuren und Kenntniss ihrer Entwicklung 909

I. Die Entwicklung von Chiton 910
Ablage der Eier 910
1. Furchung und Keimblätterbildung 910
2. Die Ausbildung der Larvenform 911
3. Die weitere Ausbildung der Larve und die Metamorphose . . . 913
Mesoderm. Vergleich mit Anneliden 914
Ausschlüpfen des Embryos, Körperbedeckung, Schale 916
Uebergang der Larve in das ausgebildete Thier 920

II. Die Entwicklung von Dondersia. Furchung, Keimblattbildung etc. 921
Hinweis auf Annelidenlarven. Litteratur 924

XXVI. Capitel. Lamellibranchiaten. Bearbeitet von E. Korschelt . . 925

Systematische Uebersicht 925
1. Eiablage, Brutpflege 925
2. Furchung und Keimblätterbildung 926
3. Ausbildung und Bau der Trochophoralarve 931
A. Das Trochophorastadium als freischwimmende Larve 932
B. Das Trochophorastadium in der Embryonalentwicklung der Süsswassermuscheln 939
4. Die Umwandlung in das ausgebildete Thier 940

Seite

Abweichungen der späteren Entwicklung bei den Monomyarieren im Vergleich mit den Verhältnissen der Dimyarier 945
5. Der Entwicklungsgang der Najaden (Unioniden). . . 947
Embryonalentwicklung und Larve 947
Die weitere Entwicklung. Parasitismus 949
Der Uebergang zum ausgebildeten Thier 953
6. Die Bildung der Organe. Die Schale 955
Nervensystem 957
Augen. Invaginationen, zusammengesetzte Augen, Augen von Pecten 958
Darmkanal 961
Kiemen 962
Phylogenie und Auffassung der Kiemen 965
Leibeshöhle, Pericardium, Blutgefässystem, Niere 967
Bildung des Herzens 970
Secundäre Leibeshöhle und Niere, Pericardialdrüse, Beimischung von Wasser zum Blut (?) 973
Muskulatur und Bindegewebe. Genitalorgane 974
Geschlechtsproducte und Cölom, Geschlechtsausführungsgänge, Litteratur 975

XXVII. Capitel. Solenoconchen. Bearbeitet von E. Korschelt 978
1. Furchung und Keimblätterbildung 978
2. Ausbildung der Larvenform 979
3. Umwandlung in das ausgebildete Thier 984
Litteratur 986

XXVIII. Capitel. Gastropoden. Bearbeitet von E. Korschelt 987
Systematische Uebersicht 987
1. Ablage und Beschaffenheit der Eier, Brutpflege . . 988
2. Die Furchung bis zum Auftreten der Keimblätter . . 992
Differenzen bei verschiedenen Formen 996
3. Die Bildung der Keimblätter. Gastrulation 998
Das Mesoderm (Urmesodermzellen) 1000
Cölomsäcke und Urdarm 1003
Ursprung des Mesoderms vom Ectoderm 1004
4. Die Entstehung der Larvenform und deren Beziehung zur definitiven Gestalt 1005
Entwicklung von Patella 1005
Trochophoralarve, ihre Organisation und ihre Beziehungen . 1009
Veligerlarve 1011
Entwicklung von Paludina 1014
Gestaltung und Umbildung des Blastoporus 1019
Gestaltsveränderung der Embryonen. Entstehung der Asymmetrie des Körpers 1021
5. Die Ausbildung der äusseren Körperform in den verschiedenen Abtheilungen der Gastropoden 1025
A. Prosobranchier 1025
B. Heteropoden 1029
Metamorphose. Specialisirung des Fusses (Flosse) 1031
C. Opisthobranchier 1033
Schale und Schalendeckel der Veligerlarve 1036
Metamorphose, Abwerfen der Schale 1038
D. Pteropoden 1039
Thecosomen 1040
Gymnosomen (Larven mit Wimperkränzen) 1044
Auffassung und Stellung der Pteropoden 1045
E. Pulmonaten. Beziehung zu Opisthobranchiern, Onchidium . . 1047
Embryonalentwicklung, Trochophorastadium 1049
Weitere Ausbildung 1051
Entwicklung der Landpulmonaten 1055
6. Die Bildung der Organe. 1058
A. Die Schale (Fissurella, Pleurotomaria) 1058
B. Nervensystem 1059
C. Sinnesorgane. Fühler 1065
Augen 1066
Otholithenblasen 1068

Seite
D. Fussdrüsen 1068
E. Darmkanal 1069
F. Kiemen 1076
G. Differenzirung des Mesoderms. Leibeshöhle, Nephridien, Circulationssystem 1076
H. Genitalorgane, getrennt geschlechtliche 1083
Hermaphroditische Genitalorgane 1086
Litteratur 1089

XXIX. Capitel. Cephalopoden. Bearbeitet von E. Korschelt 1094
Systematische Uebersicht. 1. Eiablage, Begattung, Ei und Dotter 1094
Keimscheibe, Beziehung der Eiform zum Embryo 1098
2. Die Furchung und Keimblätterbildung 1099
Keimblätterbildung, Auffassung derselben 1105
3. Die Ausbildung der äusseren Gestalt des Embryos . . 1108
A. Entwicklung durch Ausbreitung der Embryonalanlage über den grössten Theil des Eies, nachherige Bildung des Dottersackes, Loligo, 1109
Octopus 1119
Argonauta 1121
B. Entwicklung ohne eigentlichen Dottersack (Grenachers Cephalopode) 1122
C. Anlage des Embryos an einem beschränkten Theil des Eies bei gleichzeitiger Ausbildung des Dottersackes. Sepia 1127
4. Die weitere Differenzirung der Keimblätter und die Bildung der Organe 1131
A. Die Sonderung der Keimblätter, die Bildung des Dotterepithels 1131
Die Anlage des Mitteldarms 1133
Auffassung der Keimblätterbildung 1134
Die weitere Ausbildung des Darmkanals 1135
B. Körperbedeckung und Schale, die Auffassung des Schulpes . . 1139
Vergleich mit fossilen Formen, Spirulirostra, Belemniten . . 1140
Sepia, Belosepia 1141
Belemnoteuthis, Acanthoteuthis, Ommastrephes 1144
Argonauta, Nautilus, Spirula 1146
C. Sinnesorgane. Geruchs- und Gehörorgan 1148
Die Augen 1149
D. Das Nervensystem 1151
Brachialganglion, Arme, Trichter und Fuss 1155
E. Knorpelskelet 1156
F. Kiemen 1156
G. Die mesodermalen Bildungen 1156
Chromatophoren, Unterhautgewebe, Muskulatur 1159
Litteratur 1160

XXX. Capitel. Allgemeines über die Mollusken. Bearbeitet von E. Korschelt 1163
Furchung und Keimblätterbildung 1163
Larvenform (Trochophora) 1164
Abstammung der Mollusken 1167
Schale und Fuss 1169
Auffassung der Amphineuren spec. Solenogastren 1171
Ableitung der Organisation. Die einzelnen Abtheilungen 1173
Amphineuren, Gastropoden 1173
Solenoconchen, Lamellibranchiaten 1175
Cephalopoden, Litteratur 1176

XXXI. Capitel. Phoronidea. Bearbeitet von K. Heider 1178
Embryonalentwicklung 1178
Phoronislarve-Actinotrocha 1181
Metamorphose 1182
Organentstehung 1184
Allgemeines 1184
Litteratur 1186

XXXII. Capitel. Bryozoa ectoprocta. Bearbeitet von K. Heider . . . 1187
Systematik 1187
I. Eibildung, Befruchtung, Lage des Embryos 1187

Seite

II. Embryonalentwicklung 1190
Allgemeine Schilderung der Larvenform 1192
III. Metamorphose 1192
1. Typus mit ausgebildetem Darmkanal 1193
a. Larve von Alcyonidium 1193
b. Larve von Tendra 1194
c. Larve von Membranipora (Cyphonautes) und Flustrella . . 1195
2. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit wenig entwickelter Corona 1198
3. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit mächtig entwickelter Corona 1199
I. Bau der Larve 1199
II. Metamorphose 1200
4. Typus der Vesicularinenlarven 1204
5. Typus der Cyclostomenlarven 1204
6. Typus der Phylactolaemenlarven 1205
IV. Entwicklung des Polypids 1210
V. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Ectoprocten 1215
A. Knospung 1215
B. Statoblastenentwicklung 1220
C. Winterknospen (Hibernacula) 1225
VI. Regeneration 1225
VII. Allgemeines 1226
Litteratur 1230

XXXIII. Capitel. Brachiopoda. Bearbeitet von K. Heider 1233

I. Testicardines 1233
a. Embryonalentwicklung 1233
Larvenform 1235
b. Metamorphose 1236

II. Ecardines 1240

III. Formveränderungen der Schalen 1241

IV. Allgemeines 1244

Litteratur 1248

Anhang: Allgemeines über die Molluscoiden 1250
Rhabdopleura und Cephalodiscus 1253
Litteratur 1254

XXXIV. Capitel. Entoprocta. Bearbeitet von K. Heider 1255
Embryonalentwicklung und Larve 1255
Metamorphose 1259
Ungeschlechtliche Fortpflanzung 1261
Allgemeines 1263
Litteratur 1265

XXXV. Capitel. Tunicaten. Bearbeitet von K. Heider 1266
Systematik 1266

I. Entwicklung aus dem Ei 1266
1. Appendicularien 1266
2. Ascidien 1267
Eiablage, Befruchtung, Eihüllen 1267
Furchung 1269
Keimblätterbildung, Anlage des Medullarrohrs und der Chorda 1271
Ausbildung der freischwimmenden Larvenform 1283
Aeussere Körperform 1283
Mantel 1284
Nervensystem 1285
Flimmergrube 1287
Chorda 1288
Mesoderm, Leibeshöhle, Muskulatur 1289
Darmkanal 1290
Peribranchialraum, Cloakenhöhle 1292
Herz, Pericardium, Epicardium 1294
Ueberblick über die Organisation der freischwimmenden Larve . . 1296
Festsetzung und rückschreitende Metamorphose 1297

Seite

Ausbildung neuer Kiemenspalten 1301
Entwicklung der Geschlechtsorgane 1303
Abgekürzte Entwicklung der Molguliden 1305
3. Doliolum 1306
4. Pyrosomen 1311
Furchung und Keimblätterbildung 1312
Entwicklung der Cyathozooids 1315
Ausbildung der primären tetrazoiden Colonie 1319
Weitere Ausbildung des Cyathozooids 1321
Entwicklung der vier primären Ascidiozooide 1325
Orientirung der Ascidiozooide 1327
Diapharyngealband 1332
5. Salpen 1333
Ovarium der Salpen 1334
Furchung 1336
Entwicklung der Formen ohne Faltenhülle 1340
Ausbildung des Pharynx und der Leibeshöhle 1342
Entwicklung der Placenta 1343
Elaeoblast 1346
Entwicklung der Formen mit Faltenhülle 1347
Entwicklung der Placenta 1349
Organbildung 1351
Allgemeines über die Embryonalentwicklung der Salpen 1357

II. Ungeschlechtliche Fortpflanzung 1360
1. Sociale und zusammengesetzte Ascidien 1361
A. Fortpflanzung durch Quertheilung (Aplididae) 1361
B. Stoloniale Knospung 1365
C. Palleale Knospung der Botrylliden 1367
D. Knospung der Didemnidae und Diplosomidae 1369
E. Entwicklung der Organe in den ungeschlechtlich erzeugten Individuen 1372
2. Doliolidae 1378
Anchinia und Dolchinia 1385
3. Pyrosomen 1389
Entwicklung des Stolo prolifer 1390
Weitere Entwicklung der Knospen 1394
4. Salpen 1398
Bau und Entwicklung des Stolo prolifer 1399
Entwicklung der Knospen am Stolo 1402
Entwicklung der Organe der Knospen 1411
Zur Auffassung des Generationswechsels der Tunicaten . . . 1413

III. Allgemeines über die Tunicaten 1417
Litteratur 1423

XXXVI. Capitel. Cephalochorda (Amphioxus). Bearbeitet von K. Heider 1429
Eiablage, Furchung, Gastrulation 1429
Ausbildung des Medullarrohrs, der Ursegmente und der Chorda 1432
Weitere Entwicklungsprocesse bis zur Ausbildung des Mundes und der ersten Kiemenspalte 1436
Spätere Larvenstadien 1442
Spätere Umwandlungen der Leibeshöhle 1453
Entwicklung der Geschlechtsorgane 1456
Allgemeines über Amphioxus 1460
Ableitung der Chordaten von Anneliden 1461
Beziehungen zu Balanoglossus 1464
Litteratur 1465

Sach-Register 1468
Autoren-Register 1482
Inhalts-Verzeichniss 1495

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00449497 7
nhinvz QL955.K84
v.2 Lehrbuch der vergleichenden Entwi